

ILMASTON LÄMPENEMISEN JA TYPPILISÄYKSEN
VAIKUTUKSET MÄNNYN (*Pinus sylvestris* L.) KASVUUN
JA FYSIOLOGIAAN

HANNE SIIKSTRÖM

HELSINGIN YLIOPISTO
YMPÄRISTÖTIETEIDEN LAITOS
YMPÄRISTÖEKOLOGIA
PRO GRADU TUTKIELMA
26.04.2018

Tiedekunta – Fakultet – Faculty Bio- ja ympäristötieteen tiedekunta		Laitos – Institution– Department Ympäristöekologian laitos	
Tekijä – Författare – Author Hanne Siikström			
Työn nimi – Arbetets titel – Title Ilmaston lämpenemisen ja typpilisäyksen vaikutukset männyn (<i>Pinus sylvestris</i> L.) kasvuun ja fysiologiaan			
Oppiaine – Läroämne – Subject Ympäristöekologia			
Työn laji – Arbetets art – Level Pro Gradu -tutkielma	Aika – Datum – Month and year 26.4.2018	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 53	
Tiivistelmä – Referat – Abstract <p>Ilman keskilämpötilan ennustetaan kohoavan boreaalisella vyöhykkeellä 2 °C seuraavien 50 vuoden aikana ilmaston lämpenemisen seurauksena. Samaan aikaan maaperän typen (N) määrän lisääntyminen mm. Euroopasta saapuvan ilmalaskeuman välityksellä voi vaikuttaa niukkaravinteisiin kasvuolosuhteisiin sopeutuneeseen boreaaliseen metsäkasvillisuuteen. Ilmaston lämpenemisen ja maaperän typen saatavuuden lisääntymisen arvellaan edistävän mäntymetsien kasvua sekä vaikuttavan haihtuvien orgaanisten yhdisteiden (VOC) päästöihin boreaalisissa havumetsissä tulevaisuudessa.</p> <p>Tämän tutkimuksen tavoitteena oli selvittää, miten ilmaston lämpeneminen ja typpilisäys yksin ja yhdessä vaikuttavat männyn (<i>Pinus sylvestris</i> L.) taimien kasvuun ja fysiologiaan (yhteyttäminen) sekä maanpäällisten versojen haihtuvien orgaanisten yhdisteiden (VOC) päästöihin. Tutkimuksessa nuoret koetaimet (n = 4 per käsittely) altistettiin kohotetulle ilman (+0,5–0,6 °C) ja maaperän (+3,8–4,1 °C) lämpötilalle sekä kahdelle eri maaperän typpitasolle (ei typpilisäystä ja 30 kg N/ha/vuosi), yksin ja yhdessä, avokenttäaltistuskokeessa kahden kasvukauden ajan vv. 2014–2015.</p> <p>Tutkimustulokset osoittivat, että noin 0,5–0,6 °C kohotus ilman keskilämpötilassa saattaa lisätä hieman nuorten männyn taimien vanhojen pääversojen fotosynteesiä. Lisäksi tulokset osoittivat, että eritoten typpilisäys yksin tai yhdessä lämpenemisen kanssa voivat lisätä männyn taimien kasvua jo lähitulevaisuudessa. Toisen altistuskauden päättyessä syyskuussa 2015 typpikäsiteltyt männyn taimet olivat keskimäärin noin 6 % pidempiä ja noin 20 % järeämpiä tyvestään kuin ei-typpikäsitellyt taimet ja lämmityskäsitellyt taimet puolestaan noin 5 % pidempiä ja 10 % paksumpia kuin ei-lämmityskäsitellyt taimet. Typpi- ja lämmityskäsittelyiden yhdysvaikutuksesta männyn taimien pituuskasvu oli kaikkein voimakkainta, erityisen voimakkaasti typpi- ja lämmityskäsittely yhdessä vaikuttivat männyn taimien uusien versojen pituuskasvuun. Typpi lisäsi myös uuden version kuivapainoa selvästi kummassakin kasvulämpötilassa. Tutkimuksessa havaittiin, että valtaosa (> 90 %) männyn taimien VOC-päästöistä muodostui monoterpeeneistä, joista vallitsevina yhdisteinä olivat α-pineeni, kareeni, myrseeni, limoneeni ja β-pineeni. Tämän tutkimuksen mukaan typpilisäys kasvatti männyn taimien muiden VOC-yhdisteiden päästöjä syyskuussa 2015. Sen sijaan lämmitys- ja typpikäsitellyt vaikuttivat vain vähän männyn taimien tuottamien VOC-yhdisteiden seokseen, sillä eri käsittelyillä havaittiin vaikutuksia vain muutamien yksittäisten VOC-yhdisteiden päästöihin.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords Ilmaston lämpeneminen, typpilaskeuma, mänty, boreaalinen vyöhyke			
Ohjaaja tai ohjaajat – Handledare – Supervisor or supervisors Anne Kasurinen (UEF), Elina Häikiö (UEF), Rauni Strömmer (HY)			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

Sisällysluettelo

1. Johdanto	4
1.1. Pohjoiset havumetsät haihtuvien orgaanisten yhdisteiden päästölähteenä ..	5
1.2. Ilmaston lämpeneminen ja boreaaliset metsät.....	6
1.3. Typen vaikutus boreaalisissa metsissä	8
1.4. Ilmaston lämpenemisen ja typpilisäyksen vaikutukset haihtuvien orgaanisten yhdisteiden päästöihin männyillä	10
1.5. Tutkimuksen tavoite ja tutkimuskysymykset.....	11
2. Aineisto ja menetelmät.....	13
2.1. Koekenttä ja tutkimusasetelma	13
2.2. Lämmitys- ja typpialtistusten toteutus	15
2.3. Aineiston keruu	19
2.3.1. Taimien kasvun ja neulaspinta-alan määrittäminen	19
2.3.2. Uuden ja vanhan pääversion fotosynteesimittaukset	20
2.3.3. Haihtuvien orgaanisten yhdisteiden kerääminen versosta	22
2.3.4. Tilastolliset analyysit	26
3. Tulokset.....	27
3.1. Uuden ja vanhan pääversion fotosynteesi	27
3.2. Taimien kokonaispituus, rungon tyven paksuus sekä uuden pääversion pituuskasvu.....	31
3.3. Kuivapaino, neulaspinta-ala ja uusien silmujen lukumäärä.....	35
3.4. Haihtuvien orgaanisten yhdisteiden päästöt versoista.....	38
4. Tulosten tarkastelu ja johtopäätökset	42
4.1. Typpilisäys yksin tai yhdessä lämmityksen kanssa edistää männyntaimien kasvua.....	42
4.2. Kohtuullinen typpilisäys lisää muiden VOC-yhdisteiden päästöjä nuorilla männyntaimilla.....	43
4.3. Lämmitysaltistuksella vähäisiä vaikutuksia männyntaimien yhteyttämis- tehoon.....	45
4.4. Yhteenveto	47
5. Kiitokset.....	48
6. Kirjallisuus	49

1. Johdanto

Maapallon pohjoisosia nauhamaisesti kiertävä boreaalinen havumetsävyöhyke peittää noin 38 % maapallon kokonaismetsäpinta-alasta (ACIA 2005). Pohjoiset havumetsät ovat parhaillaan kokemassa suurta ympäristömuutosta, kun maailmanlaajuinen ilmaston lämpeneminen uhkaa muuttaa ilmasto-olosuhteita boreaalisella metsävyöhykkeellä. Ilmaston lämpenemisen on oletettu lisäävän boreaalisten havumetsien kasvua (Kellomäki ym. 2008, Lindner ym. 2010) ja samaan aikaan mm. Euroopasta ilmavirtojen mukana leviävät typpipäästöt tullevat vaikuttamaan pohjoisten metsien maan ravinnetasoihin. Myös typen (N) saatavuuden lisääntymisen on havaittu edistävän puuston kasvua boreaalisissa metsissä (Högberg ym. 2006, Högberg ym. 2017).

Mänty (*Pinus sylvestris* L.) on yksi pohjoisten havumetsäbiomien valtapuulajeista ja sen levinneisyysalue kattaa lähes koko boreaalisen metsävyöhykkeen. Suomessa metsämaan osuus pinta-alasta on noin 86 %, ja siitä noin puolet on mäntyä (Kaila & Ihalainen 2014). Havupuut, kuten mänty, tuottavat huomattavia määriä haihtuvia orgaanisia yhdisteitä l. VOC-yhdisteitä (Lindfors & Laurila 2000), eritoten mono- ja seskviterpeenejä. Sekä ilmaston lämpenemisen että maaperän typen saatavuuden lisääntymisen arvellaan edistävän mäntyjen tuottamien VOC-yhdisteiden päästöjä tulevaisuudessa (Kivimäenpää ym. 2016), mikä puolestaan voi vaikuttaa ilmastonmuutokseen liittyviin positiivisiin ja negatiivisiin takaisinkytkentöihin (Peñuelas & Llusà 2003).

Ilmaston lämpeneminen ja typpilisäys yhdessä saattavat tulevaisuudessa muuttaa monin tavoin männyn kasvua ja fysiologiaa. Tämän avokenttäaltistuskokeen tarkoituksena oli selvittää, miten ilmaston lämpeneminen ja maaperän lisääntynyt typpipitoisuus vaikuttavat yksin ja yhdessä boreaalisen havupuulajin, männyn, maanpäällisten osien kasvuun, nettofotosynteesiin sekä VOC-yhdisteiden päästöihin.

1.1. Pohjoiset havumetsät haihtuvien orgaanisten yhdisteiden päästölähteenä

Haihtuvilla orgaanisilla yhdisteillä (VOC l. volatile organic compound) tarkoitetaan yhdisteitä, jotka esiintyvät ilmakehässä kaasumaisessa muodossa. Valtaosa VOC-yhdisteistä päätyy ilmakehään luontaisista eloperäisistä eli biogeenisistä lähteistä erityisesti kasvien emittoimina (Lindfors & Laurila 2000). VOC-yhdisteillä on keskeinen rooli mm. kasvien välisessä sekä kasvien ja hyönteisten välisessä vuorovaikutuksessa (Heil & Karban 2010, Dicke & Baldwin 2010) ja myös erilaisissa abioottisen l. elottoman ja bioottisen l. elollisen ympäristön aiheuttamissa stressitilanteissa (Holopainen & Gershenzon 2010, Blande ym. 2014). VOC-yhdisteet voidaan jakaa mm. rakenteensa (Yuan ym. 2009) ja biosynteesin alkuperänsä perusteella useisiin luokkiin, mukaan lukien terpeenit kuten mono- (MT) ja seskviterpeenit (SQT) (Duradeva ym. 2013). Terpeenit muodostuvat toisiinsa liittyneistä viiden hiiliatomin muodostamista 2-metyyliibutadieeni- eli isopreeniyksiköistä. Monoterpeeneillä on perusrungossaan 2 isopreeniyksikköä eli 10 hiiliatomia ja seskviterpeeneillä puolestaan 3 isopreeniyksikköä eli 15 hiiliatomia. Terpeenien lisäksi kasvit tuottavat myös lukuisia muita VOC-yhdisteitä, kuten alkoholeja, estereitä, eettereitä, aldehydejä, ketoneja, alkeeneja ja alkaaneja (Lindfors & Laurila 2000).

Kasvien tuottamissa VOC-päästöissä voi olla suurta vaihtelua eri kasvilajien, mutta myös saman lajin eri yksilöiden välillä, riippuen niiden kunnosta ja kasvuolosuhteista (Lindfors & Laurila 2000, Holopainen & Gershenzon 2010) sekä kasvin kehitysvaiheesta (Yuan ym. 2009). Mänty tuottaa suuria määriä erilaisia VOC-yhdisteitä, erityisesti terpeenejä (Lindfors & Laurila 2000, Heijari ym. 2011). Esimerkiksi Suomessa havumetsät tuottavat kasvukauden aikana keskimäärin 80–90 % kaikista eloperäisistä VOC-päästöistä (Lindfors & Laurila 2000). Pitkän elinikänsä ja suuren kokonsa vuoksi havupuut voivat tuottaa muita kasveja enemmän VOC-yhdisteitä (Holopainen 2011). Boreaaliset havumetsät ovatkin tärkeä VOC-yhdisteiden päästölähde kasvukaudella (Lindfors & Laurila 2000, Aaltonen ym. 2011, Guenther ym. 2012). Männyillä uusien silmujen ja kasvavien

versojen on havaittu tuottavan runsaasti erilaisia VOC-yhdisteitä etenkin keväällä ja alkukesällä (Aalto ym. 2014).

1.2. Ilmaston lämpeneminen ja boreaaliset metsät

Parhaillaan meneillään olevan ilmaston kiihtyneen lämpenemisen syynä pidetään maapallon luonnollisen kasvihuoneilmiön voimistumista ihmistoiminnan takia. Kasvihuoneilmiön kiihtymisen arvioidaan johtuvan ihmisen aiheuttamien kasvihuonekaasujen, kuten hiilidioksidin (CO_2), metaanin (CH_4) ja dityppioksidin (N_2O) pitoisuuksien kohoamisesta ilmakehässä (IPCC 2014). Fossiilisten polttoaineiden, kuten esimerkiksi öljyn, kivihiilen ja maakaasun käyttö on lisännyt kasvihuonekaasujen ilmakehässä 1700-luvulta lähtien (IPCC 2014). Ilmakehän keskimääräinen CO_2 -pitoisuus on kohonnut vuonna 2016 noin 403 miljoonasosaan tilavuudesta (ppm), mikä on yli 40 % enemmän kuin ennen teollistumisen alkua. Vastaavasti CH_4 -pitoisuus samaan aikaan oli 1853 ppm, eli noin 150 % ja N_2O 329 ppm eli noin 20 % korkeampi kuin ennen teollisuuden aikaa (WMO 2017). Kasvihuonekaasupäästöjen lisääntyminen ilmakehässä vähentää maapallolta avaruuteen poistuvan lämpösäteilyn määrää, mistä aiheutuu lämmittävä eli positiivinen säteilypakote maapallolle. Toisaalta samaan aikaan erilaiset luontaiset ja ihmisen tuottamat ilman epäpuhtaudet (pienhiukkaset) vähentävät avaruudesta maapallolle tulevaa auringonsäteilyn määrää sirottamalla säteilyä takaisin avaruuteen ja siten jäähdyttävät maapalloa l. aiheuttavat negatiivista säteilypakotetta. Kasvihuonekaasupäästöjen aiheuttama positiivinen säteilypakote on tällä hetkellä suurempi kuin pienhiukkasten negatiivinen säteilypakote (IPCC 2014), minkä vuoksi maapallon ilmasto lämpenee.

Ilmaston lämpeneminen muuttaa vallitsevia ympäristöolosuhteita, kuten alailmakehän lämpötilaa ja sateisuutta, maapallolla. Kansainvälisen ilmastopaneelin (IPCC 2014) arvion mukaan maapallon keskilämpötila on noussut $0,85\text{ }^\circ\text{C}$ vuosien 1880–2012 välisenä aikana ja ilmaston ennakoidaan tulevaisuudessa jatkavan lämpenemistään. Ilmaston lämpenemisen voimistumisen

taso on sidoksissa kasvihuonekaasujen määrään ilmakehässä. Kasvihuonekaasupäästöjen määrästä riippuen IPCC:n laatimien ilmastomallien mukaan maapallon keskilämpötila kohoaa nykyisestä tasosta 0,3–4,8 °C kuluvaan vuosisadan loppuun mennessä (IPCC 2014). Maapallon keskilämpötila ei kohoaa maapallolla tasaisesti vaan lämpenemisen voimakkuus on erisuuruista maapallon eri osissa. Maapallon pohjoisten alueiden arvioidaan lämpenevän nopeammin ja enemmän kuin maapallon keskimäärin (IPCC 2014, Ruosteenoja ym. 2016). Boreaalisella vyöhykkeellä on odotettavissa, että vuoden keskilämpötila nousee vähintään 2 °C seuraavien 50 vuoden aikana (Jylhä ym. 2012) ja vuosisadan loppuun mennessä 4–6 °C (Ge ym. 2013). Lisäksi esimerkiksi Suomessa keskilämpötila nousee talvikuukausien aikana enemmän kuin kesällä; talvella lämpötilan arvioidaan nousevan kuluvaan vuosisadan loppuun mennessä keskimäärin noin 2,4–5 °C ja kesällä puolestaan 1,5–4,6 °C verrattuna vuosien 1981–2010 keskitasoon (Ruosteenoja ym. 2016). Termisen eli lämpötilojen mukaan määritellyn talven (1. vuorokauden keskilämpötila pysyy alle 0 °C:ssa) lyhentyessä terminen kesä (1. vuorokauden keskilämpötila pysyy yli +10 °C:ssa) ja terminen kasvukausi (1. vuorokauden keskilämpötila on pysyvästi yli +5 °C) vastaavasti pitenevät boreaalisella vyöhykkeellä (Jylhä ym. 2012). Ilmaston lämpenemisen ennustetaan aiheuttavan muutoksia myös veden kiertokulussa boreaalisella vyöhykkeellä. Esimerkiksi Suomessa keskimääräisen vuosittaisen sademäärän ennustetaan kasvavan 6–18 % kuluvaan vuosisadan aikana ja lisäksi sateisuuden arvioidaan lisääntyvän enemmän talvella kuin kesällä; talviaikaan keskimääräinen sade lisääntyy 7–28 % ja kesäaikaan 5–9 % (Ruosteenoja ym. 2016).

Kohotetun lämpötilan on havaittu lisäävän kasvien fotosynteesiä (Hyvönen ym. 2006, Wu ym. 2011) ja nettoprimaariuotantoa boreaalisissa metsissä (Kellomäki ym. 2008) ja näin ollen lämpenevän ilmaston pääsääntöisesti oletetaan edistävän boreaalisten metsien kasvua (Lindner ym. 2010). Esimerkiksi Suomessa puuston kasvun ennustetaan lisääntyvän keskimäärin 44 % kuluvaan vuosisadan loppuun mennessä ilmaston lämpenemisen seurauksena (Kellomäki ym. 2008). Talvien leudontuminen ja kevään aikaistuminen johtavat siihen, että kasvukausi käynnistyy

aikaisemmin, minkä vuoksi puuston kasvun ennustetaan lisääntyvän boreaalisissa metsissä etenkin keväisin (Bergh ym. 2003). Puuston kasvu ei kuitenkaan lisäänty tasaisesti samassa suhteessa joka puolella boreaalista metsävyöhykettä, sillä fotosynteesin lisääntyessä muut puiden kasvuun vaikuttavat monet kemialliset ja fysikaaliset ympäristötekijät (kuten esimerkiksi kuivuus ja ravinteiden saatavuus) voivat rajoittaa puuston kasvua (Lindner ym. 2010). Puuston kasvussa on myös eri puulajien välillä huomattavaa eroa, sillä kohotetun lämpötilan on havaittu lisäävään lehtipuiden kasvua enemmän kuin havupuiden (Way & Oren 2010, Pumpanen ym. 2012). Toisaalta kenttäkokeissa on havaittu lyhytaikaisen noin 1 °C ilman lämpötilan kohotuksen edistävän männyn taimien maanpäällisten versojen kasvua lisäämällä rungon ja neulasten biomassaa (Rasheed ym. 2017), ja esimerkiksi Pohjois-Suomessa männyn kasvun ennustetaan ilmaston lämpenemisen seurauksena lisääntyvän (Kellomäki ym. 2008). Sen sijaan Etelä-Suomessa ajoittainen kasvukauden aikainen kuivuus saattaa karuilla kasvupaikoilla rajoittaa männyn kasvua ilmaston lämpenemisestä huolimatta (Briceño-Elizondo 2006, Kellomäki ym. 2008). Pitkäaikaiset tutkimukset ovatkin osoittaneet, että lämpötilan kohoaminen 1–4 °C:lla vähentää männyn kasvua boreaalisen vyöhykkeen eteläisemmissä osissa ja ilmaston lämpenemisen arvioidaan olevan uhka männyn kasvuille ja selviytymiselle tulevaisuudessa (Reich & Oleksyn 2008).

1.3. Typen vaikutus boreaalisissa metsissä

Ihmisen toiminta on lisännyt ilman mukana kulkeutuvia typpipäästöjä ja muuttanut globaalia typen kiertoa. Valtaosa ihmisen tuottamista typpipäästöistä on peräisin esimerkiksi liikenteestä, teollisuudesta, energiantuotannosta ja maataloudesta (Erisman ym. 2003). Ilmakehästä osa typpipäästöistä kulkeutuu ilmavirtojen mukana kuiva- ja märkälasseumana mm. maaperään. Vuosien 1995–2010 välisenä aikana Suomessa typpilasseuma on ollut keskimäärin 0,6–1,9 kg hehtaarille vuodessa (Dirnböck ym. 2014). Boreaalisen vyöhykkeen eteläisemmissä osissa typpilasseuman vuosittainen määrä on tätä suurempi (Dirnböck ym. 2014), maksimissaan kuitenkin noin 10 kg hehtaaria kohden vuodessa (Korhonen ym.

2013). Euroopan alueella ilman mukana kulkeutuvien typpiyhdisteiden määrä on vähentynyt 1980-luvulta alkaen ja 1990-luvun lopulta lähtien typpilaskeuman väheneminen on hidastunut (Tørseth ym. 2012). Etenkin typpioksidin (NO), typpidioksidin (NO₂) ja nitraattien (NO₃⁻) osuus ympäristön typpikuormituksessa jatkaa vähenemistään myös tulevaisuudessa (Simpson ym. 2014). Maaperän typen saatavuus saattaa tästä huolimatta kääntyä tulevaisuudessa nousuun mm. maatalouden aiheuttaman kasvavan ammoniakkilaskeuman (NH₃) vuoksi (Simpson ym. 2014) sekä ilmaston lämpenemisen kiihdyttäessä maaperän prosesseja kuten typen mineralisoitumista ja maahengitystä (Allison & Treseder 2008, Contosta ym. 2011).

Typpi on tärkeä ravinne metsän kasvun kannalta. Borealisissa metsissä typen saatavuus on yleensä rajoittunutta (Högberg ym. 2017). Boreaalisten metsien alhainen typen saatavuus on seurausta viileästä ilmastosta ja maaperän orgaanisen aineen kemiallisesta koostumuksesta (Korhonen ym. 2013). Koska boreaaliset metsät ovat varsin niukkaravinteisia verrattuna esimerkiksi lauhkean vyöhykkeen lehtimetsiin (Mönkkönen 2004) boreaaliset kasvilajit voivat olla herkempiä jo pienellekin typen määrän lisääntymiselle maaperässä kuin lauhkean vyöhykkeen kasvit (Dirnböck ym. 2014). Borealisella vyöhykkeellä typen saatavuus kuitenkin yleensä rajoittaa metsien kasvua (Kellomäki 2005, Korhonen ym. 2013). Esimerkiksi Suomessa typpilisäyksen on havaittu tehostavan mäntyjen fotosynteesiä (Kellomäki & Wang 1997) ja lisäävän kasvua (Saarsalmi & Mälkönen 2001), maan pohjoisosissa enemmän kuin eteläosissa maata (Briceño-Elizondo 2006). Pitkäaikaiset tutkimukset ovat osoittaneet, että etenkin maltillinen typpilisäys (34 kg N/ha/vuosi) lisää boreaalisten metsien kasvua (Högberg ym. 2006). Lyhytaikaisissa kenttäkokeissa myös korkean typpilisäyksen (120 kg N/ha/vuosi) on havaittu lisäävään nuorten männyn taimien maanpäällisten versojen kuivapainoja (Rasheed ym. 2017), ja edistävän kasvua ainakin typpialtistumisen alkuvaiheessa (Högberg ym. 2006). On kuitenkin viitteitä myös siitä, että typen määrän lisääntyessä muut abioottiset ympäristötekijät, kuten veden ja fosforin saatavuus, saattavat alkaa rajoittaa puuston kasvua (Briceño-Elizondo 2006). Lisäksi tutkimuksissa on havaittu merkkejä siitä, että yleisellä tasolla pitkäaikainen

altistuminen typpilaskeumalle (Högberg ym. 2006, Dirnböck ym. 2014) samoin kuin myös hyvin korkeat maaperän typpipitoisuudet (68–108 kg N/ha/vuosi) ovat kasveille haitallista mm. maaperän happamoitumisen vuoksi, mikä näkyy esimerkiksi boreaalisten puiden kasvun taantumisena (Högberg ym. 2006).

1.4. Ilmaston lämpenemisen ja typpilisäyksen vaikutukset haihtuvien orgaanisten yhdisteiden päästöihin männyillä

Ilmaston lämpeneminen ja maaperän typpipitoisuuden kohoaminen näkyvät kasvutekijöiden lisäksi männyn tuottamissa VOC-päästöissä. Ympäristön lämpötila on yksi keskeisimmistä kasvien tuottamien VOC-yhdisteiden lukumäärään ja päästötasoon vaikuttavista abioottisista tekijöistä (Peñuelas & Llusà 2003, Holopainen & Gershenzon 2010). Aiemmissa tutkimuksissa on esimerkiksi havaittu, että lämpötilan kohotessa kasvien tuottamien VOC-päästöjen määrä kasvaa (Peñuelas & Llusà 2003) ja kasvit kykenisivät näin sopeutumaan kohonneen lämpötilan aiheuttamaan abioottiseen stressiin (Holopainen & Gershenzon 2010). Jo 1 °C lämpötilan kohotuksen on kenttäkokeissa havaittu lisäävän nuorten männyntaimien VOC-päästöjä kasvukaudella 2-4 kertaisesti vallitsevassa lämpötilassa kasvaneiden mäntyjen päästöihin verrattuna (Kivimäenpää ym. 2016).

Myös maaperän typen saatavuus vaikuttaa osaltaan kasvien tuottamiin VOC-päästöihin, tästä on kuitenkin vielä varsin vähän tutkimustietoa (Blande ym. 2014). Esimerkiksi palkokasveilla typpioksidin on mahdollisesti havaittu lisäävän joidenkin terpeenien päästöjä (Souza ym. 2013) ja eloperäisistä kasvijätteistä ja jätevedestä muodostuneen typpipitoisen kompostin on osoitettu lisäävän VOC-päästöjä rosmariinilla (*Rosmarinus officinalis*) ja kermestammella (*Quercus coccifera* L.) (Ormeño ym. 2009). Samansuuntaisia tutkimustuloksia on sittemmin saatu myös männyn taimilla, joilla typpilisäyksen (120 kg N/ha/vuosi) on myös havaittu lisäävän VOC-päästöjä (Kivimäenpää ym. 2016, Ghimire ym. 2017). Sekä ilmaston lämpenemisen että maaperän typen saatavuuden lisääntymisen

saattavatkin lisätä mäntyjen tuottamien VOC-yhdisteiden päästöjä tulevaisuudessa (Kivimäenpää ym. 2016). Eloperäiset VOC-yhdisteet voivat muuttaa ilmakehän kemiallisia ja fysikaalisia ominaisuuksia, mikä vaikuttaa sekä ilmanlaatuun että välillisesti myös ilmastoon (Peñuelas & Llusà 2003, Holopainen 2011). VOC-yhdisteillä on mahdollisesti ilmastoa lämmittävä vaikutus, sillä VOC-yhdisteet reagoivat ilmassa olevien hydroksyyli-radikaalien (OH-) kanssa muodostaen alailmakehän otsonia, joka puolestaan toimii kasvihuonekaasuna lisäten positiivista säteilypakotetta maapallolla. VOC-yhdisteillä voi kuitenkin olla myös ilmastoa viilentävä vaikutus, sillä ne saattavat muodostaa ilmakehässä sekundäärisiä orgaanisia aerosolihiukkasia, jotka heijastavat auringon säteilyenergiaa takaisin avaruuteen (Holopainen 2011). Lisäksi mallisimulaatiot ovat osoittaneet, että VOC-yhdisteet saattaisivat olla osallisina myös pilvipisaroiden tiivistymisytymien kehittämisessä (Spracklen ym. 2008) vähentäen auringon säteilyn pääsyä maapallolle myös sitä kautta ja muodostaen ilmaston lämpenemisen kannalta negatiivisen säteilypakotteen.

1.5. Tutkimuksen tavoite ja tutkimuskysymykset

Tämän tutkimuksen tavoitteena oli selvittää, miten ilman ja maaperän lämmitys (ilman lämmitys +0,5–0,6 °C ja maan lämmitys +3,8–4,1 °C verrattuna vallitsevaan ilman ja maan lämpötilaan) ja typpilisäys (annos 30 kg N/ha/vuosi) yksin tai yhdessä vaikuttavat männyn taimien kasvuun ja fysiologiaan (fotosynteesi) sekä versojen VOC-päästöihin. Tässä työssä raportoitu kasvuaineisto (varren pituus ja tyvikasvu) kerättiin koekausien 2014 ja 2015 aikana, kun taas taimien kaasunvaihto- ja VOC-aineistot kerättiin altistuskauden 2015 aikana.

Tutkimuskysymykset olivat:

Vaikuttavatko lämpeneminen ja typpilisäys yksin tai yhdessä männyn taimien maanpäällisten osien kasvuun?

Vaikuttavatko lämpeneminen ja typpilisäys yksin tai yhdessä männyn taimien uusien ja vanhojen versojen fysiologiaan (yhteyttäminen)?

Vaikuttavatko ilmaston lämpeneminen ja typpilisäys yksin tai yhdessä männyn taimien maanpäällisten versojen haihtuvien orgaanisten yhdisteiden (VOC) päästöihin?

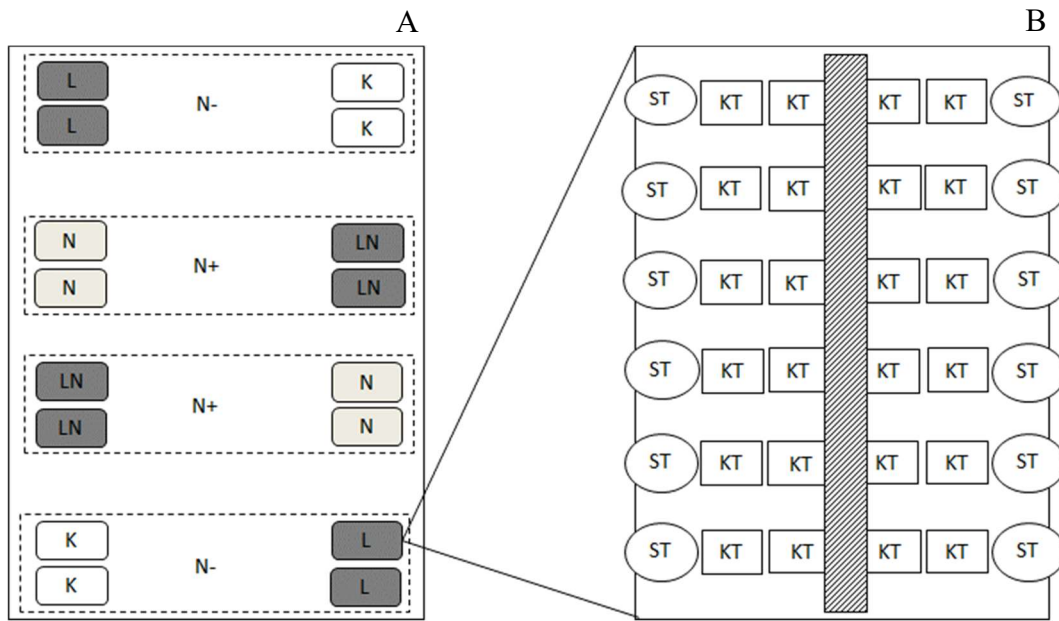
2. Aineisto ja menetelmät

2.1. Koekenttä ja tutkimusasetelma

Kenttäkoe, jossa männyn taimet altistettiin kohotetulle ilman ja maaperän lämpötilalle sekä kahdelle eri maaperän typpitasolle, toteutettiin Luonnonvarakeskuksen (Luke) avoaltistuskentällä Suonenjoella Pohjois-Savossa (N 62,39°, E 27,03°) kasvukausien 2014 ja 2015 aikana. Koealue oli noin 100 m pitkä ja noin 30 m leveä avoin hiekkakenttä, josta pintamaa oli kuorittu pois (Kuva 1). Koealueella sijaitsevat koeruudut olivat noin 1,9 m x 1,4 m suuruiset alat, joissa oli noin 0,3 m korkeat kohopenkit. Koeruutujen kasvualustana käytettiin koealueen lähistöltä mäntymetsästä hankittua mineraalimaata (kangasmetsämaata), josta isoimmat kivet ja kannot oli seulottu pois ennen koeruutuihin sijoittamista. Kangasmetsämaa sisälsi keskimäärin 4234 mg/kg hiiltä (C), 306 mg/kg typpeä (N), 1,3 mg/kg fosforia (P), 25 mg/kg kaliumia (K), 88 mg/kg kalsiumia (Ca), 12 mg/kg magnesiumia (Mg) ja noin 1,2 % orgaanista ainesta. Lisäksi kangasmetsämaan keskimääräinen pH oli 5,6 ja hiili-typpeä-suhde (C:N) 13,9.

Tutkimuksen alussa kesäkuussa 2014 1-vuotiaat männyn taimet (N = 384, siemenmateriaali peräisin siemenkasvattamolta Imatralta Etelä-Suomesta, N 61,09°, E 28,47°) istutettiin satunnaisesti 16 koeruutuun (Kuva 1). Koekentällä puolet koeruuduista olivat vallitsevassa ilman ja maan lämpötilassa pidettyjä, ja loput kohotetussa ilman ja maan lämpötilassa pidettyjä (Kuva 1). Puolet lämmitetyistä ja puolet ei-lämmitetyistä koeruuduista lannoitettiin typpilannoitteella (30 kg N/ha/vuosi) kesän 2014 ja 2015 aikana, ja loput pidettiin vallitsevassa maan typpitasossa (ei typpilisäystä; Kuva 1 ja Taulukko 1). Näin koekentällä pystytettiin yhteensä neljä eri käsittelyä: kontrolli (K) = vallitseva ilman ja maaperän lämpötila ja vallitseva maan typpitaso, kohotettu lämpötila yksinään (L) = +0,5–0,6 °C kohotus vallitsevasta ilman ja +3,8–4,1 °C kohotus vallitsevasta maaperän lämpötilasta, kohotettu typpitaso yksinään (N) = typpilisäys 30 kg/ha/vuosi ja kohotettu ilman ja maaperän lämpötila sekä kohotettu typpitaso yhdessä (LN) = +0,5–0,6 °C kohotus vallitsevasta ilman ja +3,8–4,1 °C kohotus

vallitsevasta maaperän lämpötilasta sekä typpilisäys 30 kg/ha/vuosi. Kussakin käsittelyssä toistoja oli neljä (n = 4). Jokaisen koeruudun pitkille sivuille upotettiin viiden litran muoviruukuissa sivutaimia (N = 192), jotka suojasivat koetaimia mm. tuulelta ym. reunavaikutukselta. Kasvukausien aikana koeruudut ja sivutaimien ruukut kitkettiin tarvittaessa ja taimia kasteltiin tarvittaessa.



Kuva 1. Koejärjestelmä (A) Suonenjoen koekentällä. Koekentällä oli yhteensä 16 koeruutua (B), jotka oli jaettu neljään eri käsittelyyn: K = kontrolli l. vallitseva lämpötila ilman typpilisäystä, L = lämmitys l. +0,5–0,6 °C kohotus vallitsevasta lämpötilasta ilman typpilisäystä, N = typpilisäys l. 30 kg N/ha/vuosi typpiannos vallitsevassa lämpötilassa sekä LN = lämmitys + typpilisäys l. +0,5–0,6 °C kohotus vallitsevasta lämpötilasta ja 30 kg N/ha/vuosi typpilisäys yhdessä. Jokaisessa koeruudussa oli 24 koetaimea (KT) ja 12 sivutaimia (ST) tutkimuksen alkaessa toukokuussa 2014. Rasteroitu palkki koeruudun suurennoksessa (B) kuvaa infrapunalämmitintä. Kuva: Hanne Siikström.

2.2. Lämmitys- ja typpialtistusten toteutus

Koeruutujen lämmitysaltistukset toteutettiin suorakaiteen muotoisilla (pituus 125 cm ja leveys 9,4 cm) infrapunalämmittimillä. Lämmittimet asennettiin jokaisen lämmitetyn koeruudun keskelle noin 70 cm taimien latvuston yläpuolelle (Kuva 2). Lämmittämättömissä koeruuduissa männyn taimien yläpuolelle asennettiin puiset palkit, jotka vastasivat kooltaan, muodoltaan ja väriltään infrapunalämmittimiä. Näin simuloitiin lämmittimien taimille aiheuttamaa varjostusta. Lämmittimiä ja puupalkkeja nostettiin taimien kasvaessa siten, että noin 70 cm:n etäisyys taimien latvustoihin säilyi koko altistuskauden ajan.

Jokaisen koeruudun ilman lämpötilaa mitattiin lämpötila-antureilla (Vaisala HMP60 anturit) taimien latvojen korkeudella. Ilman lämpötila-anturit suojattiin infrapunalämmittimien suoralta vaikutukselta ja sateelta sijoittamalla anturi valkoisen muovisuojan sisälle (Kuva 2). Aiemmassa lämmityskokeessa saadun lämpökamerakuvaustiedon perusteella lämmittimien tiedettiin lämmittävän koko koeruudun alaa (1,9 x 1,4 m) tasaisesti (suull. tiedonanto, Maarit Mäenpää, Itä-Suomen yliopisto, Kuopio). Lisäksi kaikissa koeruuduissa mitattiin maaperän lämpötilaa 10 cm syvyyteen maahan sijoitetulla lämpötila-anturilla (Campbell CS655 anturit).



Kuva 2. Lämmitysaltistuksen toteuttaminen. Kuvassa etualalla infrapunalämmittimellä varustettu lämmityskoeruutu. Lämmittimen alla oleva valkoinen lautasteline suojaa ilmanlämpötila- ja kosteusanturia. Kuva: Hanne Siikström.

Lämmitysaltistuskaudet olivat 2.7.–3.10.2014 ja 4.5.–1.10.2015. Lämmityskausien aikana lämmitysaltistus pidettiin päällä 24 h vuorokaudessa. Ei-lämmitettyjen koeruutujen koko altistuskauden keskimääräinen ilman lämpötila oli 15,8 °C ja lämmitettyjen koeruutujen 16,5 °C vuonna 2014. Maaperässä koko altistuskauden keskimääräinen lämpötila ei-lämmitetyissä koeruuduissa oli 16,8 °C ja lämmitetyissä koeruuduissa 21,6 °C vuonna 2014. Vastaavasti vuonna 2015 keskimääräinen ilman lämpötila ei-lämmitetyissä koeruuduissa oli 13,5 °C ja lämmitetyissä koeruuduissa 14,0 °C. Maaperän keskimääräinen lämpötila ei-lämmitetyissä koeruuduissa oli 14,6 °C ja lämmitetyissä koeruuduissa 18,3 °C altistuskaudella 2015. Lämmitettyjen koeruutujen ilman lämpötila oli tutkimuksen aikana keskimäärin $\pm 0,6$ °C (v. 2014) ja $\pm 0,5$ °C (v. 2015) korkeampi kuin vallitseva ilman lämpötila lämmittämättömissä koeruuduissa. Maan lämpötilan nousu lämmitetyissä koeruuduissa oli keskimäärin $\pm 4,8$ °C vuonna 2014 ja $\pm 3,8$ °C

vuonna 2015 verrattuna ei-lämmitettyihin koeruutuihin. Keskimääräiset kuukausittaiset ilman ja maan lämpötilat, lämpösummat (= 5 °C ylittävien vuorokauden keskilämpötilojen summa) ja ilman suhteellinen kosteus ja kumulatiiviset sademäärät vv. 2014–2015 lämmitetyissä ja ei-lämmitetyissä koeruuduissa on esitetty Taulukossa 1.

Tutkimuksen aikana puolet koeruuduista saivat typpilisäyksen 30 kg N/ha/vuosi lannoitteena (Yara Peatcare TM, hidasliukoinen rae, N:P:K, 9:4:5). Typpilannoitus toteutettiin kerta-annoksena tutkimuksen alkaessa heinäkuussa 2014 ja toistettiin vuoden kuluttua uuden koekauden käynnistyessä toukokuussa 2015. Loput koeruuduista eivät saaneet lisälannoitusta. Näin tutkimuksessa luotiin kaksi erilaista typpikäsittelytasoa: N⁺ (typpilisä) ja N⁻ (ei typpilisää l. metsämaan luontainen typpitaso).

Taulukko 1. Kuukausittaiset 24-tunnin ilman ja maaperän keskilämpötilat (°C, keskiarvo, min ja max), ilman suhteellinen kosteus (%) ja kumulatiivinen sademäärä (mm) sekä kasvukauden aikaiset kumulatiiviset lämpö- ja sadesummat (°C.vrk/ mm) ja koko altistuskauden keskilämpötila (°C) ilmassa ja maaperässä altistuskausilla v. 2014–2015. Keskilämpötilat on laskettu vuorokauden keskiarvoista (ka). Käytetyt lyhenteet: -L = vallitseva lämpötila, +L = kohotettu lämpötila l. 0,6 °C v. 2014 ja 0,5 °C v. 2015 kohotus vallitsevasta lämpötilasta.

	Ilmanlämpötila (°C)		Maaperän lämpötila (°C)		Ilman suht. kosteus (%)		Sademäärä (mm)
	-L	+L	-L	+L	-L	+L	
v. 2014							
Heinäkuu	20,9 (7,7–33,4)	21,5 (9,1–33,9)	21,8 (12,1–33,2)	26,2 (13,7–37,3)	66,2	63,3	53
Elokuu	16,8 (4,2–30,5)	17,3 (5,4–30,6)	18,3 (9,1–30,6)	22,6 (14,8–33,9)	77,3	74,7	107
Syyskuu	10,8 (0,0–22,5)	11,5 (0,1–22,6)	11,2 (2,2–19,5)	16,8 (5,9–25,2)	82,6	78,5	43
Lokakuu	4,8 (-1,4–11,1)	5,8 (-0,2–11,4)	5,4 (2,3–8,6)	11,5 (8,6–14,3)	87,4	81,4	1
Altistuskauden ka	15,8	16,5	16,8	21,6	75,8	72,5	
Lämpö- ja sadesummat	1 033	1 091	1 115	1 564			204
v. 2015							
Toukokuu	9,7 (-1,8–21,1)	10,2 (-2,0–21,6)	10,4 (1,9–22,6)	13,9 (1,86–26,7)	68,4	66,7	63
Kesäkuu	13,3 (4,4–25,8)	13,7 (5,0–26,0)	14,4 (7,9–22,7)	18,2 (11,5–26,1)	69,6	67,7	96
Heinäkuu	15,4 (4,9–30,6)	16,0 (6,7–31,0)	17,2 (11,3–25,4)	21,0 (15,7–29,8)	75,3	72,6	89
Elokuu	16,9 (6,5–26,7)	17,6 (7,2–27,1)	18,0 (11,5–26,8)	22,0 (15,8–30,5)	71,6	68,3	54
Syyskuu	11,8 (2,6–21,8)	12,3 (3,6–22,5)	12,4 (6,0–19,2)	16,1 (10,6–23,6)	85,1	82,0	65
Lokakuu	7,6 (6,6–9,1)	7,9 (6,8–9,3)	7,6 (7,1–8,3)	11,4 (10,9–12,4)	89,3	87,6	0
Altistuskauden ka	13,5	14,0	14,6	18,3	74,1	71,6	
Lämpö- ja sadesummat	1 283	1 357	1 438	2 008			367

2.3. Aineiston keruu

Kuhunkin koeruutuun istutettiin kesäkuussa 2014 yhteensä 24 koetaimea ($N = 384$). Syksyllä 2014 jokaisesta koeruudusta kerättiin kaksi taimea ($N = 32$) juurianalyysiin, ja kasvukauden 2015 alussa kussakin koeruudussa jäljellä oli siis 22 koepuuta ($N = 352$). Männyn taimien varren kasvuaineisto (varren pituus ja tyvimitta) kerättiin ennen altistuskauden alkua kesäkuussa 2014, toisen kasvukauden alussa toukokuussa 2015 ja koekauden lopulla syyskuussa 2015. Lisäksi uusien pääversojen pituus mitattiin ja uusien silmujen lukumäärä laskettiin syyskuussa 2015, samoin kuin uusien ja vanhojen versojen neulasten ja runkojen kuivapainot punnittiin.

Fotosynteesi- ja VOC-päästöaineistot kerättiin koekauden 2015 aikana. Fotosynteesimittaukset toistettiin neljä kertaa; 2.6., 22.–23.6., 3.–4.8. ja 2.–3.9.2015 ja myös taimien neulasmittaukset (neulasten pituus ja lukumäärä) tehtiin aina kunkin fotosynteesimittauskierroksen yhteydessä. VOC-päästöt mitattiin neljä kertaa koekauden aikana, mutta tässä tutkimuksessa käsitellään vain kahden (20.–21.5. ja 2.–3.9.2015) mittauskerran aineistoa.

2.3.1. Taimien kasvun ja neulaspinta-alan määrittäminen

Tässä tutkimuksessa männyn taimien kasvua kuvaavina mittareina käytettiin männyn taimien kokonaispituutta, uuden version pituutta sekä rungon/ version tyven paksuutta. Lisäksi kasvun indikaattoreina käytettiin uusien ja vanhojen versojen neulasten ja runkojen kuivapainoja, neulaspinta-alaa ja uusien pääversojen uusien silmujen lukumäärää. Pääversion kokonaispituus- ja rungon tyven paksuusmittausta varten jokaisesta koeruudusta valittiin kaksi männyn taimea ($N = 32$). Samoja taimia käytettiin myös fotosynteesi- ja VOC-mittauksissa. Männyn pääversion kokonaispituus mitattiin viivoittimella 4 cm pääjuuren niskasta ylöspäin tehdyn merkin kohdalta uuden pääversion pääsilmun kärkeen asti. Uuden pääversion pituus mitattiin pääversion kasvukohdan alusta uusien silmujen kärkeen asti. Niissä

tilanteissa, joissa uusi pääverso oli katkennut tai ei ollut lähtenyt lainkaan uuteen kasvuun, pääversion pituusmittauksessa käytettiin sivuversoa, josta arvioitiin jatkossa muodostuvan uusi pääverso. Rungon tyven paksuus mitattiin elektronisella työntömitalla 4 cm juuren niskan yläpuolelta merkitystä kohdasta kahdesta eri mittaussuunnasta 90° kulmassa ja näistä laskettiin keskiarvo.

Syyskuussa 2015 jokaisesta koeruudusta kerättiin yksi taimi (N = 16) uusien ja vanhojen versojen neulasten sekä uusien ja vanhojen versojen runkojen kuivapainojen määrittämistä varten. Kuivapainojen määrittämiseksi uudet ja vanhat versot erotettiin toisistaan ja edelleen uudet ja vanhat neulaset sekä uudet ja vanhat rungot jaoteltiin erikseen kuivatusta varten. Neulasia ja runkoja kuivatettiin kuivatusuunissa 60 °C lämmössä viisi vuorokautta, minkä jälkeen niiden kuivapainot punnittiin (Presica Balance XT 620M vaaka). Kokeen päättyessä myös koetaimien (N = 16) uusien silmujen lukumäärä laskettiin. Lisäksi uuden ja vanhan version neulaspinta-alat (cm²) määritettiin laskemalla neulasten lukumäärä sekä mittaamalla viiden neulasen pituudet ja laskemalla niiden keskiarvo. Neulaspinta-ala (An) määritettiin seuraavasti (Flower-Ellis 1993):

$$A_n = \frac{(4,2235 \times P - 15,5835) \times N}{100}$$

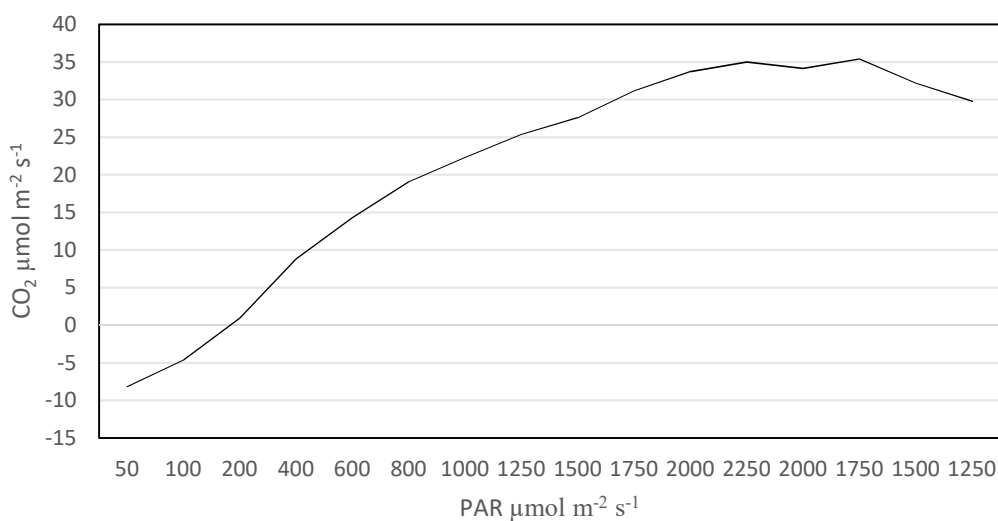
jossa An on neulaspinta-ala cm²:nä, P on keskimääräinen neulasen pituus mm:nä ja N = neulasten lukumäärä.

2.3.2. Uuden ja vanhan pääversion fotosynteesimittaukset

Ensimmäisellä ja toisella fotosynteesimittauksella mittauksessa oli mukana yksi männyn taimi jokaisesta koeruudusta (N = 16). Kolmannella ja neljännellä mittauksella kustakin koeruudusta valittiin edellisten taimien lisäksi vielä toiset taimet mukaan mittauksiin, eli jokaisessa koeruudussa oli kaksi

fotosynteesimittausainetta ($N = 32$). Ensimmäisellä mittauksella uusien silmujen tai versojen kasvu ei vielä ollut käynnistynyt, joten tuolloin mitattiin vain vanhan pääversion fotosynteesitasoa. Toisesta mittauksesta eteenpäin jokaisesta fotosynteesipuusta mitattiin erikseen sekä vanhan että uuden version fotosynteesiä. Vanhojen pääversojen osalta fotosynteesiä mitattiin uuden pääversion alapuolelta 7 cm pituudelta. Uusien pääversojen mittauksissa sen sijaan pääversion mitattavan osan pituus vaihteli 1–12 cm välillä 22.6. ja 3.–4.8.2015 tehdyissä mittauksissa. Neljännellä mittauksella 2.–3.9.2015 uusien pääversojen mitattavan osan pituus vaihteli 2,1–7 cm välillä. Syyskuun mittauksessa uuden pääversion rungon puuaines oli jo alkanut puutumaan, ja kaikkien versojen taivuttaminen koko pituudeltaan mittaukskammion sisälle ei olisi onnistunut vahingoittamatta versoa. Näin ollen mittaukskammion sisälle asetettiin 7 cm pituinen osa uuden pääversion latvasta, mutta niissä taimissa, joissa uuden pääversion pituus oli vielä alle 7 cm, mittaus suoritettiin koko uuden version pituudelta.

Fotosynteesiä mitattiin läpinäkyvällä RGB (red-green-blue) valonlähteellä varustetulla havupuukyvettillä (LiCOR 6400-22) ja LiCOR 6400-18 XT infrapuna-kaasuanalysaattorilla. Nettofotosynteesiä mitattiin ei-lämmitetyissä koeruuduissa vallitsevassa lämpötilassa ja lämmitetyissä koeruuduissa vallitseva lämpötila + yhden asteen kohotus lämpötilaan mittaukskammiossa. Mittauksissa käytetty fotosynteesin valosaturaatiopiste ($PAR\ 1800\ \mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$) määritettiin valokäyrän avulla (Kuva 3). Neulaspinta-alatietoa käytettiin fotosynteesiarvojen laskemisessa.



Kuva 3. Valosaturaatiokäyrä fotosynteesimittauksissa käytettävän PAR-arvon määrittämiseksi. Mittauksissa käytettiin valotasoa $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

2.3.3. Haihtuvien orgaanisten yhdisteiden kerääminen versosta

VOC:it kerättiin kahdella samanlaisella akkukäyttöisellä kenttäkäyttöön soveltuvalla VOC-keräyslaitteella, joilla molemmilla voitiin kerätä kaksi VOC-näytettä kerralla, mikä siis mahdollisti neljän näytteen keräämisen samanaikaisesti (Tiiva ym. 2018). Männyn taimen pääverso suljettiin kertakäyttöiseen ennalta puhdistettuun ($+120 \text{ }^{\circ}\text{C}$ kuumennus, 1 h ajan) polyetyleenitereftalaatti (PET) -pussiin (Look-paistopussi) (Kuva 4). Toukokuun VOC-keräyksessä pussin koko oli $25 \times 35 \text{ cm}$ (2,5 l) ja syyskuussa koetaimien ollessa suurempia käytettiin pussikokoa $35 \times 43 \text{ cm}$ (4,0 l). Pussi suljettiin sulkijalla pääversion alapuolelta männyn rungon ympäriltä vahingoittamatta neulasia. Pussin toiseen yläkulmaan leikattiin aukko, jonka kautta pussiin johdettiin teflon-letkujen kautta suodatettua ilmaa niin kauan, että ilma pussin sisällä oli vaihtunut kolme kertaa (ilmavirran virtausnopeus $0,5 \text{ l/min}^{-1}$). Varsinainen näyte imettiin teräksiseen näyteputkeen (absorbenttina Tenax TA ja Carboxen 100, 100 mg kumpaakin; Supelco, Bellefonte, PA, USA) pussin toiseen yläkulmaan leikattuun aukkoon sijoitetun letkun kautta 10 minuutin ajan (ilmavirta $0,2 \text{ l/min}^{-1}$). Varsinaisten näytteiden lisäksi kerättiin myös ns. nollanäytteet tyhjästä PET-pusseista VOC-yhdisteiden taustapitoisuuksien

määrittämiseksi. Näytteen keräyksen aikana pussin sisälämpötila mitattiin langattoman loggerin avulla (Hygrochron DS1923-f5 iButton, Maxim Integrated products, San Jose, CA, USA).



Kuva 4. VOC-yhdisteiden kerääminen männyntaimien versoista. Pääverso ja sivuversot silmuineen on suljettu keräypussiin. Pussiin puhalletaan teflonletkujen kautta otsonoimatonta suodatettua ilmaa ja VOC-näyte imetään pussin vasempaan yläkulmaan asetettuun näytekerausputkeen, jonka sisällä olevaan absorbenttiin näyteilmassa olevat yhdisteet sitoutuvat. Kuva: Hanne Siikström.

Taimista ja tyhjästä PET-pusseista kerätyt näytteet analysoitiin kaasukromatografi-massaspektrometrilla (GC-MS) Itä-Suomen yliopiston Ympäristö- ja biotieteiden laitoksella Kuopion kampuksella. Löydetyt yhdisteet tunnistettiin yhdisteiden ionipainojen tuottamien massaspektrien avulla käyttämällä Wileyn kirjastotietokantaa sekä vertaamalla yhdisteiden piikkien pinta-aloja ja

retentioaikoja standardiyhdisteisiin. Tiettyjen standardiyhdisteiden piikkien pinta-aloja ja pitoisuuksia käytettiin vertailuarvoina laskettaessa männyn taimien tuottamien VOC-yhdisteiden pitoisuuksia; MT-yhdisteille vertailuyhdisteenä käytettiin α -pineeniä, SQT-yhdisteille trans-karyofylleeniä ja muille VOC-yhdisteille cis-3-heksanyyliasettaattia. Jatkoanalysoinnissa huomioitiin VOC-yhdisteet, jotka tunnistettiin vähintään 70 % todennäköisyydellä ja joita esiintyi vähintään 10 %:ssa näytemäärästä kullakin mittauskierroksella. Jäljelle jääneistä yhdisteistä vähennettiin nollanäytteiden päästöt (taustapitoisuudet) näytepäästöistä. VOC-yhdisteiden pitoisuudet ($\text{ng h}^{-1} \text{ cm}^{-2}$) näytteissä laskettiin seuraavasti:

$$E = \frac{F \times (C_2 - C_1)}{A_n}$$

missä E on emission määrä ($\text{ng h}^{-1} \text{ cm}^{-2}$, neulasala), F = ilmavirtaus näytepussiin (l min^{-1}), C_2 = VOC-yhdisteen pitoisuus ulosmeno-ilmassa (ng l^{-1}), C_1 = VOC-yhdisteen pitoisuus sisääntulo-ilmassa (ng l^{-1}) ja A_n = neulaspinta-ala (cm^2). C_1 ajateltiin olevan 0, koska sisääntuloilma suodatettiin ja nollanäytteissä esiintyneiden yhdisteiden pitoisuudet oli vähennetty koetaimien tuottamista pitoisuuksista. Neulasten lukumäärä laskettiin, neulasten pituudet mitattiin edustavista kokoomanäytteistä ja neulaspinta-ala määritettiin kuten aiemmin kappaleessa 2.3.1. on kuvailtu.

VOC-päästöt standardoitiin $+30\text{ }^{\circ}\text{C}$:een käyttäen Guenther ym. (1993) algoritmia, jotta eri lämpötiloissa tehtyjen mittausten tulokset olisivat keskenään vertailukelpoisia sekä minimoimaan lämmitetyissä koeruuduissa käytettyjen infrapunalämmittimien suoraa lämmitysvaikutusta. Algoritmissa käytettävä kerroin β oli 0,09 MT:elle (Guenther ym. 1993), 0,16 SQT:elle (Duhl ym. 2008) ja 0,1 muille VOC:elle (Guenther ym. 2012). Tutkimuksessa toukokuussa ja syyskuussa 2015 havaittujen ja tilastollisissa analyyseissä mukana olleiden yksittäisten VOC-yhdisteiden nimet, retentioajat ja yhdisteryhmät on koottu Taulukkoon 2.

Taulukko 2. Männyn taimien uuden ja vanhan pääversion sekä uusien sivuversojen erittämät monoterpeenit, seskviterpeenit ja muut VOCit sekä niiden retentioajat (RA) touko- ja syyskuussa 2015.

Monoterpeenit	RA	Seskviterpeenit	RA
α -Pineeni	16,28	α -Kopaiini	31,37
Kamfeeni	16,91	β -Bourboneeni	31,69
Sabineeni	19,78	Junipeeni	32,56
β -Pineeni	17,94	Trans-karyofylleeni	32,79
Myrseeni	18,13	Aromadendreeni	33,35
δ -3-Kareeni	19,07	β -Selineeni	33,76
γ -Terpiini	20,74	Bisyklo[4.4.0]dec-1-en,2-isopropyli-5-metyyli-9-metyleeni-	34,46
Limoneeni	19,7	α -Amorfeeni	35,24
α -Terpineoli	21,82	δ -Kadineeni	35,39
Exobornylasetaatti	28,51		
Trisykleeni	15,9	Muut VOCit	RA
α -Tujeeni	15,96	1,3-Pentadieeni	5,22
α -Fenkeeni	16,8	Syklopentaani	5,87
Verbeeni	17,07	Etaani,1,1,1-trikloro-	7,27
1- β -Pineeni	17,94	Bentseeni	7,56
Myrseeni	18,13	Bentseeni, metyyli	7,6
α -Terpiini/ Trans- β -okimeeni	19,26	1-Butanoli,3-metyyli-	10,2
Bentseeni,4-etyyli-1,2-dimetyyli-	19,43	Tolueeni	10,39
Kymeenit	19,53	Propaanihappo,2,2-dimetyyli-	11,03
β -Fellandreeni	19,79	Heksanaali	11,29
1,8-Sineoli	19,87	Arseenihapoke	12,06
Trans-sabineenihydraatti	21,09	Bentseeni,etyyli-	13,61
Bentseeni,1-isopropenyli-metyyli-bentseeni,metyyli(1-metyylietenyyli)-	21,57	Bentseeni,1,2-dimetyyli-	13,89
Kamferi	24,02	Styreeni	14,66
Pinokarvoni	24,56	1,3,5,7-Syklo-oktatetraeni	14,67
Endo-borneoli	24,66	Bentseeni,1,4-dimetyyli-	14,76
3-Syklohekseni-1-ol4-metyyli-1-(1-metyylietyyli)-	24,99	Heptanaali	14,85
Bisyklo[3.1.1]hept-3-en-2-one,4,6,6-trimetyyli-	26,11	2-Buteeni-1-ol3-metyyli-asettaatti	15,58
Karvakrolimetyylieetteri	26,58	Bentsaldehydi	17,38
Bornyyliasetaatti	28,42	Oktanaali	18,57
		3-Hekseeni-1-ol-asettaatti	18,61
		Bentseeni-1-etyyli-2,4-dimetyyli	20,21
		Etanoni,1-fenyli-	21,13
		Nonanaali	22,18
		2-Etyyliheksaanihappo	22,26
		Dekanaali	25,6
		2,5-Sykloheksadieeni-1,4-dione,2,6-bis(1,1-dimetyylietyyli)-	33,79

2.3.4. Tilastolliset analyysit

Lämmityskäsittelyn ja typpilisäyksen pää- ja yhdysvaikutuksia männyn taimien kasvuun ja VOC-päästöihin tutkittiin lineaarisella sekavarianssianalyysimallilla (Linear Mixed Anova, LMM), jossa kiinteitä faktoreita olivat lämpötila- ja typpitaso sekä satunnaistekijänä koeruutu. Ei-parametrisen ristiintaulukointitestin (Fisher's Exact Test) avulla selvitettiin päästöjen koostumusta eli muuttiko lämmitys tai typpilisäys yksittäisten VOC-yhdisteiden päästöjä mäntyjen versoista. Fotosynteesimittausten osalta käsittelyjen vaikutuksia tutkittiin lineaarisella toistomittaussekamallilla, jossa lämpötilan ja typpitason lisäksi kiinteänä faktorina käytettiin mittausajankohtaa ja satunnaistekijänä koeruutua. Lisäksi eri käsittelyiden välisiä yhdysvaikutuksia testattiin yksinkertaisella päävaikutustestillä (Simple Main Effects eli SME-testi) käyttäen Bonferroni-korjausta. Tuloksista raportoidaan tilastollisesti merkitsevät ($p \leq 0,05$) ja melkein merkitsevät ($p \leq 0,1$) p-arvot. Tilastolliset analyysit tehtiin IBM SPSS Statistics 23.0 ohjelmalla.

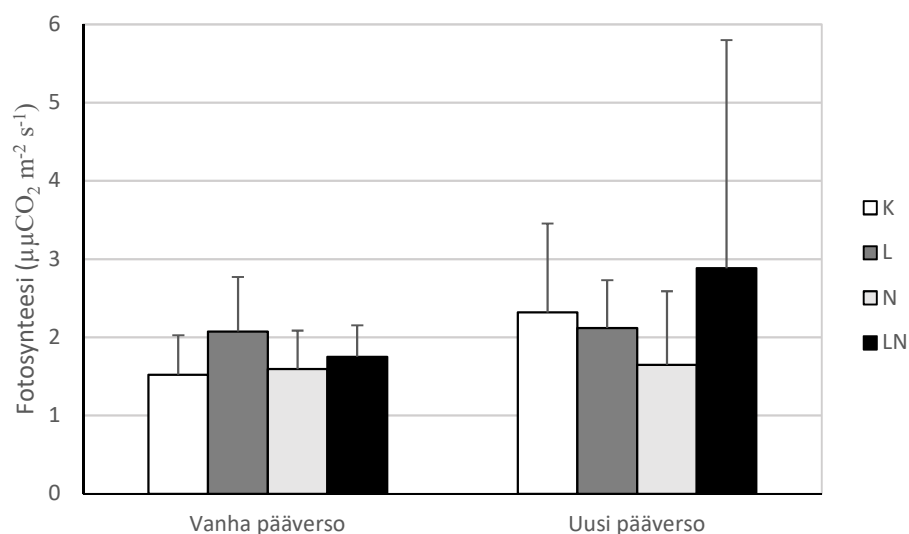
3. Tulokset

3.1. Uuden ja vanhan pääversion fotosynteesi

Lämmitys- ja typpikäsittelyillä ei ollut tilastollisesti merkitseviä yksittäis- tai yhdysvaikutuksia männyn uusien pääversojen fotosynteesiin (Taulukko 3, Kuva 5). Vanhojen pääversojen yhteytys oli lämmityskäsittelyissä (L ja LN, Kuva 5, Taulukko 3) taimissa 6,4 % ei-lämmitettyjä K ja N taimia korkeampaa, eron ollessa tilastollisesti melkein merkitsevä. Yleensä ottaen männyn taimien uudet pääversot ($2,24 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) yhteyttivät koko kasvukauden aikana keskimäärin tehokkaammin kuin vanhat pääversot ($1,74 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; Kuva 5).

Taulukko 3. Lämmitys- ja typpikäsittelyjen sekä ajan pää- ja yhdysvaikutukset männyn taimien vanhojen ja uusien pääversojen fotosynteesiin. Pää- ja yhdysvaikutusten lyhenteet: L = lämmitys, N = typpilisäys, L x N = lämmitys x typpilisäys, A = aika.

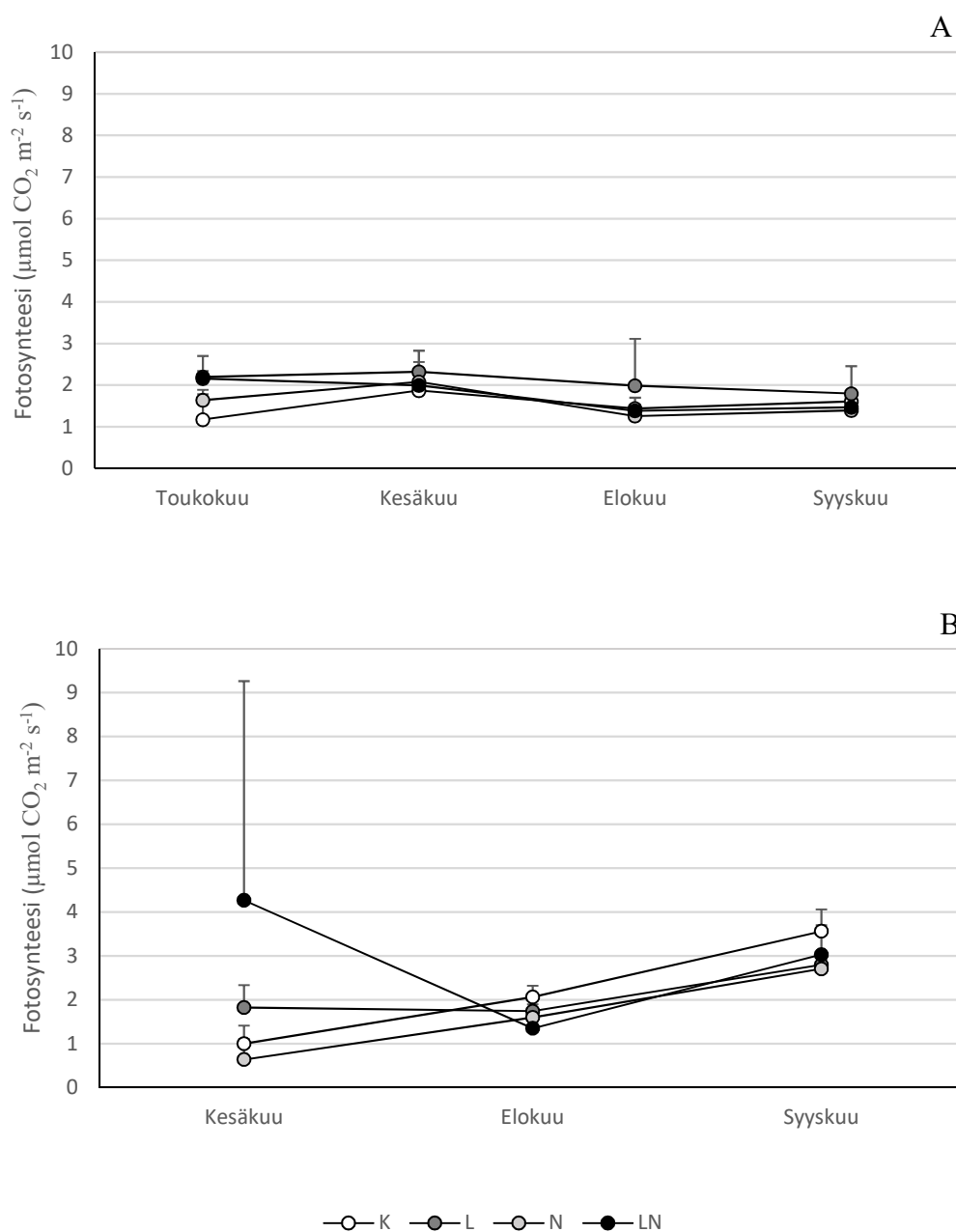
P-arvot	Vanha pääverso P	Uusi pääverso P
L	0,083	0,243
N	0,787	0,832
L x N	0,328	0,183
A	0,062	< 0,0005
A x L	0,251	0,222
A x N	0,302	0,547
A x L x N	0,673	0,153



Kuva 5. Männyn taimien vanhan ja uuden pääversion fotosynteesi ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; *keskiarvo + keskihajonta*, $n = 4$ per käsittely) eri käsittelyissä kasvukaudella 2015. Vanhan pääversion fotosynteesiarvot kuvassa ovat neljän ja uuden pääversion kolmen mittauskerran keskiarvot ja keskihajonnat käsittelyittäin. Käsittelyjen lyhenteet: K = kontrolli l. vallitseva lämpötila ilman typpilisäystä, L = lämmitys l. $0,5\text{--}0,6\text{ }^\circ\text{C}$ kohotus vallitsevasta lämpötilasta ilman typpilisäystä, N = typpilisäys l. 30 kg N/ha/vuosi typpiannos vallitsevassa lämpötilassa sekä LN = lämmitys + typpilisäys l. $0,5\text{--}0,6\text{ }^\circ\text{C}$ kohotus vallitsevasta lämpötilasta ja 30 kg N/ha/vuosi typpilisäys yhdessä.

Ajallinen vaihtelu uusien pääversojen fotosynteesitasoissa oli tilastollisesti merkitsevä ja vanhoissa versoissa melkein merkitsevä (Taulukko 3). Uusissa versoissa fotosynteesitasot nousivat loppukasvukautta kohti, fotosynteesin ollessa korkeimmalla tasolla syyskuun mittauksessa (Kuva 6B). Vanhoissa pääversoissa ajallinen trendi oli päinvastainen eli fotosynteesitasot olivat korkeimmillaan touko- ja kesäkuussa, yhteytystasojen hieman laskiessa kasvukauden loppua kohden (Kuva 6A).

Vanhojen versojen fotosynteesi oli koko ajan korkeinta L-taimissa, ja etenkin toukokuussa LN ja L taimilla oli korkein fotosynteesi käsittelyistä, mikä selittänee koko kauden keskiarvoissa havaitun lämmityspäävaikutuksen. Lämmityskäsittelyjen vaikutus vanhojen pääversojen fotosynteesitasoihin pysyi siis samansuuntaisena koko kasvukauden ajan (ei tilastollisesti merkitsevää aika x lämmitys interaktiota) (Taulukko 3). Typen vaikutukset vanhojen pääversojen fotosynteesitasoon pysyivät koko kokeen ajan tilastollisesti ei merkitsevinä (Taulukko 3). Vaikka uusissa pääversoissa lämmityskäsitteltyjen L ja LN taimien fotosynteesitasot olivat kesäkuussa noin kaksi kertaa korkeammat kuin ei-lämmityskäsitteltyjen K ja N taimien uudet pääversot, ei lämmitysvaikutus tullut tilastollisesti merkitseväksi kesäkuussa (Kuva 6A, Taulukko 3). Elo- ja syyskuun mittausten N ja LN taimien uusien versojen yhteytys oli samaa tasoa tai jopa alempana kuin lannoittamattomissa taimissa, mutta silti tilastollisesti merkitseviä aika x typpilisäys vaikutuksia ei havaittu (Kuva 6B, Taulukko 3).



Kuva 6. Vanhojen (A) ja uusien (B) pääversojen fotosynteesi ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; *keskiarvo + keskihajonta*, $n = 4$ per käsittely) eri käsittelyissä toukokuussa, kesäkuussa, elokuussa ja syyskuussa 2015. Vanhan pääversion fotosynteesiarvot kuvassa ovat neljän ja uuden pääversion kolmen mittauskerran keskiarvot ja keskihajonnat käsittelyittäin. Käsittelyjen lyhenteet: K = kontrolli l. vallitseva lämpötila ilman typpilisäystä, L = lämmitys l. $0,5\text{--}0,6\text{ }^\circ\text{C}$ kohotus vallitsevasta lämpötilasta ilman typpilisäystä, N = typpilisäys l. 30 kg N/ha/vuosi typpiannos vallitsevassa lämpötilassa sekä LN = lämmitys + typpilisäys l. $0,5\text{--}0,6\text{ }^\circ\text{C}$ kohotus vallitsevasta lämpötilasta ja 30 kg N/ha/vuosi typpilisäys yhdessä.

3.2. Taimien kokonaispituus, rungon tyven paksuus sekä uuden pääverson pituuskasvu

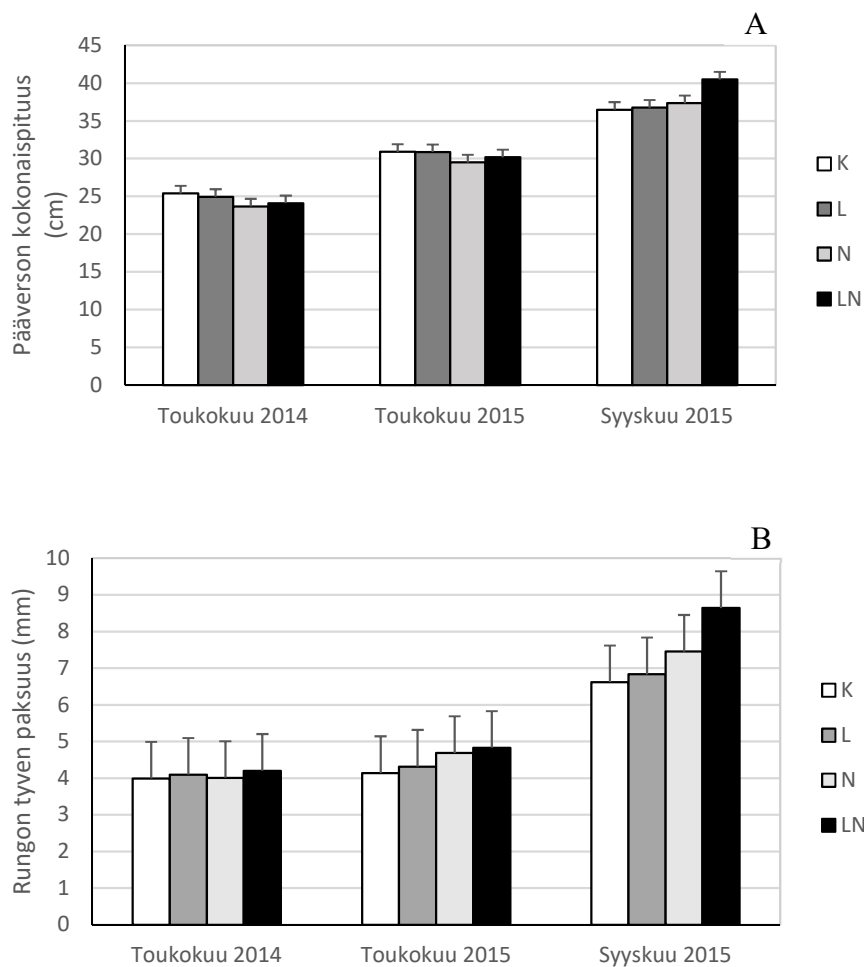
Kaikkien männyn taimien pääverson keskimääräinen pituus oli ennen kokeen alkua kesäkuussa 2014 noin 25 cm, toisen altistuskauden alkaessa toukokuussa 2015 noin 30 cm, ja kokeen päättyessä syyskuussa 2015 noin 37 cm (Kuva 7A). Vastaavasti kaikkien männyn taimien tyvipaksuudet olivat ennen altistusten käynnistämistä kesäkuussa 2014 keskimäärin noin 4,1 mm, toukokuussa 2015 4,5 mm ja syyskuussa 2015 7,4 mm eri käsittelyihin jaetuissa puissa (Kuva 7B). Kokeen lähtötilanteessa neljässä eri käsittelyryhmässä (K, L, N ja LN) taimien kokonaispituudet ja rungon tyvimitat eivät eronneet tilastollisesti merkitsevästi toisistaan, vaikka typpikäsittelyihin (N ja LN) koeruutuihin on sattumanvaraisesti osunut noin 5 % lyhyempiä koetaimia kuin ei-typpikäsittelyihin (L ja K) koeruutuihin (Kuva 7A–B). Toukokuussa 2015 typpikäsittelyt taimet olivat yhä hieman lyhyempiä kuin ilman typpilisäystä kasvaneet taimet, mutta syyskuussa 2015 N ja LN taimet olivat jo noin 6 % pidempiä kuin ilman typpilisäystä kasvaneet L ja K taimet ($P = 0,014$ typpipäävaikutus, Taulukko 4, Kuva 7A). Syyskuussa 2015 lämmitys lisäsi L ja LN taimien pituuskasvua (L ja LN taimet olivat noin 5 % pidempiä kuin ilman lämmityskäsittelyä kasvaneet N ja K taimet, $P = 0,054$ lämmityspäävaikutus, Taulukko 4, Kuva 7A). Lämmityskäsittely näytti tehostavan typen pituuskasvua lisäävää vaikutusta (L x N interaktion SME-testi, $P = 0,006$ typpivaikutukselle kohotetussa lämpötilassa, Taulukko 4), sillä kasvukauden 2015 lopulla LN taimet olivat kaikkein pisimpiä taimia.

Rungon tyvimitta oli tilastollisesti merkitsevästi erilainen typpikäsittelyissä ja ilman typpilisäystä kasvaneissa taimissa toukokuun ja syyskuun 2015 mittauksissa. Toukokuussa 2015 N ja LN taimet olivat 13 % K ja L taimia paksumpia tyvestään ($P = 0,004$ N päävaikutus, Taulukko 4, Kuva 7B), kun taas syyskuussa 2015 typpilisäyksen rungon paksuuskasvua lisäävä vaikutus oli 20 % ($P = 0,005$ N päävaikutus, Taulukko 4, Kuva 7B). Syyskuussa 2015 myös lämmityksen päävaikutus tuli tilastollisesti melkein merkitseväksi ($P = 0,091$ L päävaikutus,

Taulukko 4), kun L ja LN taimet olivat 10 % paksumpia kuin ilman lämmitystä kasvaneet K ja N taimet.

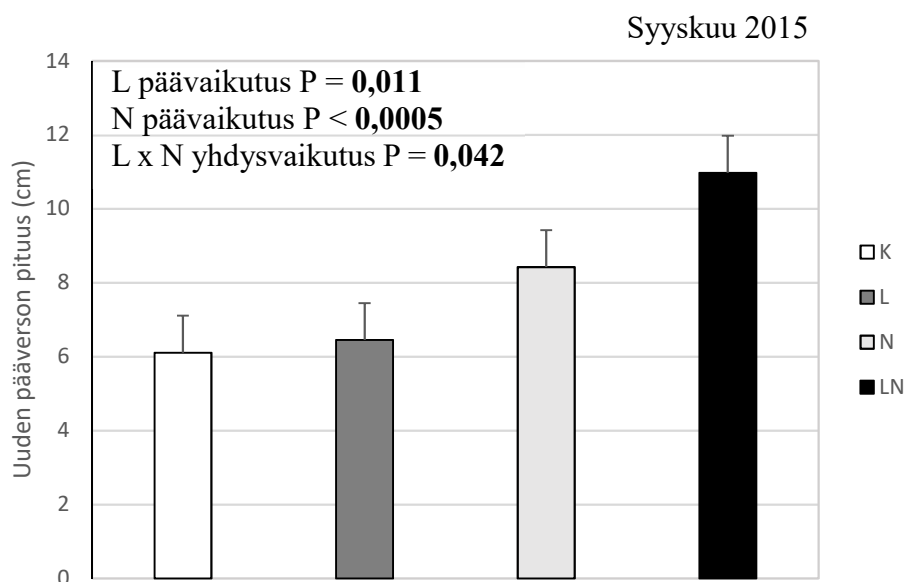
Taulukko 4. Männyn taimien kokonaispituus ja rungon tyven paksuus ennen altistusten alkua (kesäkuussa 2014), toisen kasvukauden alussa (toukokuu 2015) ja kokeen päättyessä (syyskuu 2015). Männyn pääversion kokonaispituus mitattu 4 cm juuren niskasta ylöspäin ja samasta kohdasta on mitattu myös rungon tyven paksuus kahdesta eri mittaussuunnasta (90° kulmassa). Pää- ja yhdysvaikutusten lyhenteet: L = lämmitys, N = typpilisäys, L x N = lämmitys x typpilisäys.

	Pääversion kokonaispituus P	Rungon paksuus P
Kesäkuu 2014		
L	0,997	0,205
N	0,054	0,578
L x N	0,489	0,704
Toukokuu 2015		
L	0,565	0,314
N	0,092	0,004
L x N	0,547	0,915
Syyskuu 2015		
L	0,054	0,091
N	0,014	0,005
L x N	0,097	0,227



Kuva 7. Männyn taimien pääversion kokonaispituus (cm, A) ja rungon tyven paksuus (mm, B) (*keskiarvo + keskihajonta*, $n = 4$ per käsittely) eri käsittelyissä toukokuussa 2014, toukokuussa 2015 ja syyskuussa 2015. Käsittelyjen lyhenteet: K = kontrolli l. vallitseva lämpötila ilman typpilisäystä, L = lämmitys l. 0,5–0,6 °C kohotus vallitsevasta lämpötilasta ilman typpilisäystä, N = typpilisäys l. 30 kg N/ha/vuosi typpiannos vallitsevassa lämpötilassa sekä LN = lämmitys + typpilisäys l. 0,5–0,6 °C kohotus vallitsevasta lämpötilasta ja 30 kg N/ha/vuosi typpilisäys yhdessä.

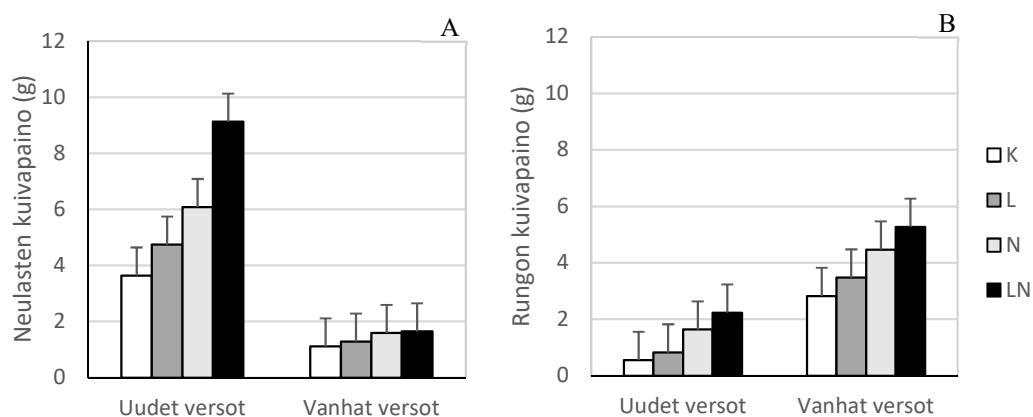
Typpi- ja lämmityskäsittelyillä oli tilastollisesti merkitsevä yhdysvaikutus (L x N interaktio) ja tilastollisesti merkitsevät lämmitys- ja typpipäävaikutukset koetaimien uusien pääversojen pituuteen (Kuva 8). Typpikäsiteltyjen taimien uudet pääversot olivat 55 % pidempiä kuin ilman typpilisäystä kasvaneiden L ja K taimien uudet pääversot (N päävaikutus, Kuva 8), ja samaan aikaan lämmityskäsiteltyjen L ja LN taimien uudet pääversot olivat noin 20 % pidempiä kuin ei-lämmityskäsiteltyjen K ja N taimien uudet pääversot (L päävaikutus, Kuva 8). Typpikäsiteltyjen vaikutus uusien pääversojen pituuskasvuun kuitenkin näytti olevan voimakkaampi lämmityksessä koeruuduissa (SME-testi $P < 0,0005$ typelle kohotetussa lämpötilassa) kuin ilman lämmitystä.



Kuva 8. Männyn uusien pääversojen pituus (cm, keskiarvo \pm keskihajonta, $n = 4$ per käsittely) eri käsittelyissä syyskuussa 2015. Käsittelyjen lyhenteet: K = kontrolli l. vallitseva lämpötila ilman typpilisäystä, L = lämmitys l. 0,5–0,6 °C kohotus vallitsevasta lämpötilasta ilman typpilisäystä, N = typpilisäys l. 30 kg N/ha/vuosi typpiannos vallitsevassa lämpötilassa sekä LN = lämmitys + typpilisäys l. 0,5–0,6 °C kohotus vallitsevasta lämpötilasta ja 30 kg N/ha/vuosi typpilisäys yhdessä.

3.3. Kuivapaino, neulaspinta-ala ja uusien silmujen lukumäärä

Männyn taimien uusien versojen keskimääräinen kokonaiskuivapaino syyskuussa 2015 oli 7,2 g, josta neulasten keskimääräinen kuivapaino oli 5,9 g ja rungon keskimäärin 1,3 g (Kuva 9A–B). Vanhojen versojen kokonaiskuivapaino puolestaan oli keskimäärin 5,4 g, ja tästä neulasten osuus oli noin 1,4 g ja rungon 4,0 g (Kuva 9A–B). Typpikäsittely lisäsi tilastollisesti merkitsevästi N ja LN taimien uusien versojen neulasten sekä uusien ja vanhojen runkojen kuivapainoja: N ja LN taimien uusien versojen neulasten kuivapaino oli noin 81 % ja runkojen kuivapaino 181 % suurempi K ja L taimilla. Vanhojen versojen rungon kuivapaino oli typpikäsitellyillä taimilla 55 % korkeampi kuin ei-typpikäsitellyillä taimilla (N päävaikutus, Taulukko 5 ja Kuva 9B). Vaikka myös lämmityskäsittelyt lisäsivät sekä vanhojen että uusien versojen neulasten ja runkojen kuivapainoa, lämmityksen päävaikutukset eivät tulleet kuitenkaan tilastollisesti merkitseviksi (Taulukko 5). Myöskään tilastollisesti merkitseviä L x N yhdysvaikutuksia versojen kuivapainoihin ei havaittu (Taulukko 5).



Kuva 9. Männyn taimien uusien ja vanhojen versojen neulasten (A) sekä runkojen (B) kuivapainot (g; *keskiarvo ± keskihajonta*, $n = 4$ per käsittely) eri käsittelyissä kokeen päättyessä syyskuussa 2015. Käsittelyjen lyhenteet: K = kontrolli l. vallitseva lämpötila ilman typpilisäystä, L = lämmitys l. 0,5–0,6 °C kohotus vallitsevasta lämpötilasta ilman typpilisäystä, N = typpilisäys l. 30 kg N/ha/vuosi typpiannos vallitsevassa lämpötilassa sekä LN = lämmitys + typpilisäys l. 0,5–0,6 °C kohotus vallitsevasta lämpötilasta ja 30 kg N/ha/vuosi typpilisäys yhdessä.

Taulukko 5. Lämmitys- ja typpikäsittelyiden pää- ja yhdysvaikutukset männyn taimien uusien ja vanhojen neulasten ja rungon kuivapainoon syyskuussa 2015. Pää- ja yhdysvaikutusten lyhenteet: L = lämmitys, N = typpilisäys, L x N = lämmitys x typpilisäys.

	L	N	L x N
	P	P	P
Uuden version neulasten KP (g)	0,149	0,026	0,484
Vanhan version neulasten KP (g)	0,653	0,110	0,827
Uuden version rungon KP (g)	0,227	0,003	0,636
Vanhan version rungon KP (g)	0,269	0,018	0,905

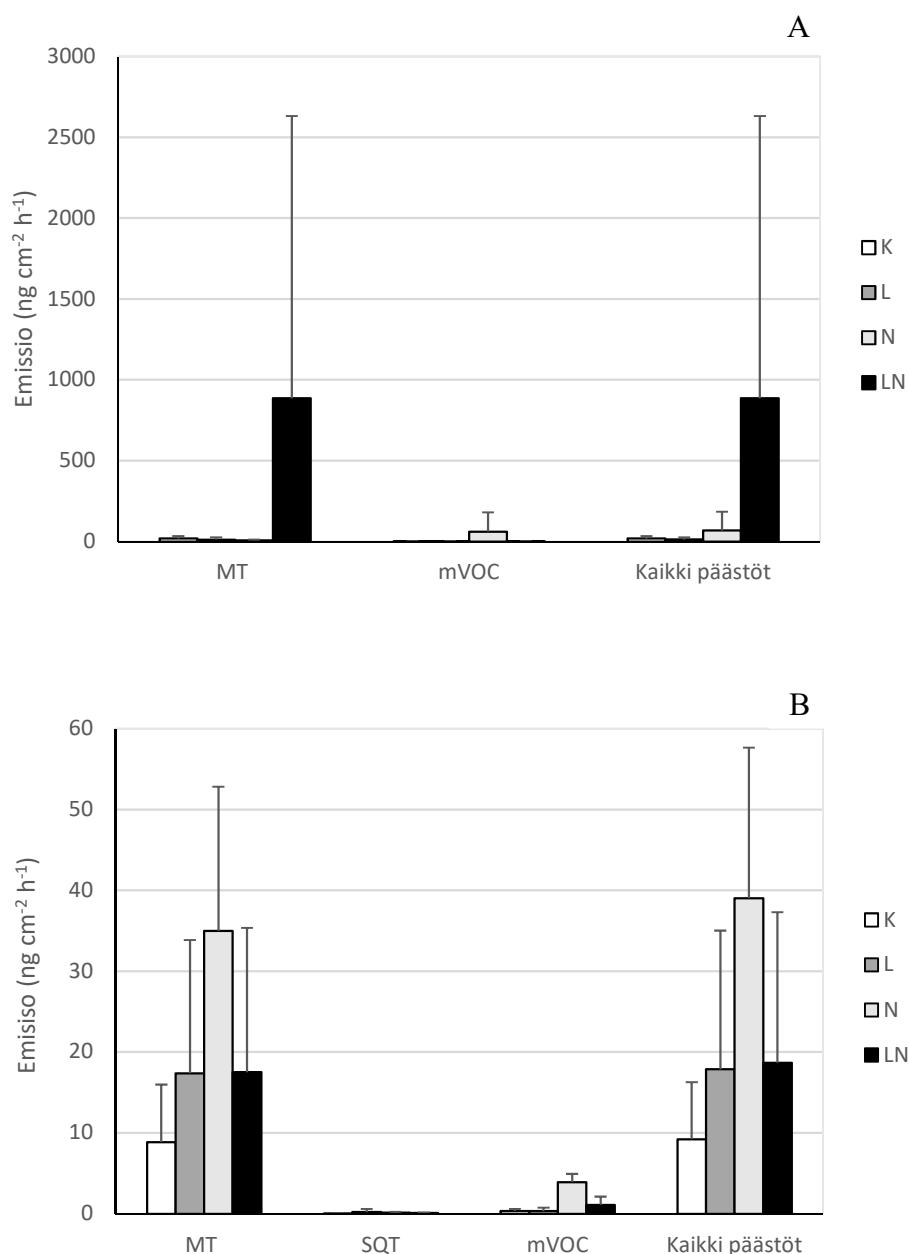
Männyn taimien uusissa pää- ja sivuversoissa oli keskimäärin noin 15 uutta silmua syksyllä 2015. L, N ja LN taimilla oli (noin 15–16 kpl) oli silmuja enemmän kuin K taimilla (noin 12 kpl, Taulukko 6). Uusien versojen keskimääräinen neulaspin-
 ala oli noin 1150 cm² ja vanhojen versojen noin 400 cm². Typpikäsittelyjen N ja LN taimien uusien versojen neulaspin-
 ala oli noin 33 % suurempi kuin K ja L taimilla mutta vanhoissa versoissa typpikäsittely lisäsi vain vähän neulaspin-
 alaa (7 % lisäys). Lämmityskäsittely puolestaan lisäsi L ja LN taimien neulaspin-
 alaa uusissa versoissa noin 27 % ja vanhoissa versoissa noin 21 % verrattuna
 vallitsevassa lämpötilassa kasvaneisiin K ja N taimiin. Tilastollisesti merkitseviä
 eroja silmujen lukumäärässä ja neulaspin-
 alassa eri käsittelyissä ei havaittu
 (Taulukko 6).

Taulukko 6. Männyn taimien uusien silmujen lukumäärä sekä uusien ja vanhojen versojen neulasalat (cm²; *keskiarvo ± keskivirhe*, *n* = 4 per käsittely) eri käsittelyissä syyskuussa 2015 sekä eri käsittelyiden tilastollinen merkitsevyys (P-arvot). Käsittelyjen lyhenteet: K = kontrolli l. vallitseva lämpötila ilman typpilisäystä, L = lämmitys l. 0,5–0,6 °C kohotus vallitsevasta lämpötilasta ilman typpilisäystä, N = typpilisäys l. 30 kg N/ha/vuosi typpiannos vallitsevassa lämpötilassa sekä LN = lämmitys + typpilisäys l. 0,5–0,6 °C kohotus vallitsevasta lämpötilasta ja 30 kg N/ha/vuosi typpilisäys yhdessä.

	cm ²	P-arvot
Silmujen lukumäärä		
K	12 ± 0,85	
L	16 ± 2,40	0,565
N	16 ± 3,79	0,436
LN	15 ± 0,91	0,327
Uuden version neulasala (cm²)		
K	881 ± 146	
L	1103 ± 409	0,361
N	1153 ± 206	0,282
LN	1475 ± 310	0,865
Vanhan version neulasala (cm²)		
K	352 ± 34,1	
L	450 ± 60,6	0,242
N	398 ± 54,9	0,688
LN	457 ± 92,2	0,770

3.4. Haihtuvien orgaanisten yhdisteiden päästöt versoista

Männyn taimet tuottivat lähes 70 VOC-yhdistettä, joista 31 oli erilaisia MT-yhdistettä, yhdeksän eri SQT-yhdistettä ja loput 26 muita VOC-yhdistettä (Taulukko 2). Valtaosa VOC-päästöistä muodostui MT-yhdisteistä. Toukokuussa 2015 94 % kokonaispäästöistä oli MT-päästöjä ja syyskuussa 2015 vastaava osuus oli 93 % (Kuva 10A–B). Toukokuussa MT-päästöissä vallitsevina yhdisteinä olivat kareeni, myrseeni, β -pineeni, α -pineeni ja kamfeeni, jotka yhdessä vastasivat lähes 99 % MT-kokonaispäästöistä. Syyskuussa puolestaan α -pineeni, kareeni ja limoneeni muodostivat 81 % MT-kokonaispäästöistä. SQT-päästöjä ei toukokuun mittauksissa havaittu ja syyskuussakin niiden osuus kokonaispäästöistä oli vain alle 1 %. Yleisimmät SQT-yhdisteet olivat β -bourboneeni, δ -kadineeni, trans-karyofylleeni, β -selineeni ja α -amorfeeni (84 % SQT-päästöistä). Muiden VOC-päästöjen osuus kokonaispäästöistä oli toukokuussa 6 % ja syyskuussa 7 %. Muista VOC:eistä suurin päästötaso oli toukokuussa styreenillä, joka muodosti yksinään 97,5 % muiden VOC-yhdisteiden kokonaispäästöistä. Syyskuussa suurimmat muiden VOC-yhdisteiden päästöt muodostivat 3-hekseeni-1-ol-asetatti, tolueeni, 2-etyyliheksaanihappo, styreeni, heksanaali, nonanaali ja dekanaali (68 % muiden VOC-yhdisteiden kokonaispäästöistä). Kokonaisuudessaan VOC-päästöjen määrä oli toukokuussa korkeampi (keskimäärin noin $123 \text{ ng cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) kuin syyskuussa (keskimäärin noin $10,6 \text{ ng cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$).



Kuva 10. Männyn taimien uuden ja vanhan pääversion sekä uusien sivuversojen MT- ja SQT-päästöt sekä muiden VOC-yhdisteiden (mVOC) päästöt ja kaikkien VOC-yhdisteiden kokonaispäästöt (Kaikki päästöt) ($\text{ng cm}^{-2} \text{h}^{-1}$; *keskiarvo* \pm *keskivirhe*, $n = 4$ per käsittely) eri käsittelyissä A) toukokuussa ja B) syyskuussa 2015. SQT-päästöjä ei havaittu toukokuun mittauksissa. Käsittelyjen lyhenteet: K = kontrolli l. vallitseva lämpötila ilman typpilisäystä, L = lämmitys l. 0,5–0,6 °C kohotus vallitsevasta lämpötilasta ilman typpilisäystä, N = typpilisäys l. 30 kg N/ha/vuosi typpiannos vallitsevassa lämpötilassa sekä LN = lämmitys + typpilisäys l. 0,5–0,6 °C kohotus vallitsevasta lämpötilasta ja 30 kg N/ha/vuosi typpilisäys yhdessä.

Taulukko 7. Lämmitys- ja typpikäsittelyjen pää- ja yhdysvaikutukset männyn taimien uuden ja vanhan pääversion sekä uusien sivuversojen MT- ja SQT-päästöjen sekä muiden VOC-päästöjen (mVOC) ja kaikkien VOC-yhdisteiden kokonaispäästöihin toukokuussa ja syyskuussa 2015. Pää- ja yhdysvaikutusten lyhenteet: L = lämmitys, N = typpilisäys, L x N = lämmitys x typpilisäys. EH = Yhdistettä ei havaittu mittauksessa.

	MT P-arvot	SQT P-arvot	mVOC P-arvot	Kaikki VOCit P-arvot
Toukokuu				
L	0,338	EH	0,336	0,372
N	0,342	EH	0,341	0,312
L x N	0,331	EH	0,338	0,364
Syyskuu				
L	0,630	0,717	0,200	0,552
N	0,172	0,974	0,060	0,135
L x N	0,176	0,360	0,205	0,155

Käsittelyistä typpilisäys 6,3-kertaisti muiden VOC-yhdisteiden kokonaispäästöt syyskuussa 2015, jolloin vaikutus tuli melkein merkitseväksi verrattuna K ja L taimien muiden VOC-yhdisteiden kokonaispäästöihin (N päävaikutus, Taulukko 7 ja Kuva 10). Muuten lämmitys- ja typpikäsittelyiden vaikutukset MT-, SQT- ja muiden VOC:ien päästöihin olivat pieniä eikä tilastollisesti merkitseviä eroja havaittu. Lämmitysaltistustaimista emittoitui γ -terpiiniä toukokuun 2015 mittauksessa (Fisher's exact test $P = 0,077$ lämmitys vaikutukselle, Taulukko 8) ja ei-lämmitetyistä taimista sen sijaan ei emittoitunut, mutta muuten käsittelyjen vaikutukset yksittäisiin VOC-yhdisteisiin toukokuussa eivät olleet tilastollisesti merkitseviä. Syyskuussa 2015 typpilisäyksen saaneista taimista emittoitui 2-etyyliheksaanihappoa, dekanaalia ja α -tujeenia, ja typpilisäyksen saaneissa taimissa oli myös enemmän niitä, joissa tuli trisykleenipäästöjä kuin ilman typpilisäystä kasvaneissa taimissa (Taulukko 8). Muiden yksittäisten yhdisteiden kohdalla tilastollisesti merkitseviä eroja taimien päästöjen koostumuksessa ei havaittu.

Taulukko 8. Männyn taimien osuus (%), jotka kahdella eri lämmitys- ja typpitasolla tuottivat määrällisesti ($\text{ng cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) yleisimpiä MT:jä, SQT:jä ja mVOC-yhdisteitä toukokuussa ja syyskuussa 2015. SQT:jä ei toukokuussa havaittu. Käytetyt lyhenteet: -L = vallitseva lämpötila, +L = lämmitys l. 0,5–0,6 °C kohotus vallitsevasta lämpötilasta, -N = ei typpilisäystä, +N = typpilisäys l. 30 kg N/ha/vuosi typpiannos. * $P \leq 0,05$ = tilastollisesti merkitsevä ja ** $P \leq 0,1$ = tilastollisesti melkein merkitsevä (Fisherin testi). n = 16.

	Lämmitys		Typpilisäys	
	-L	+L	-N	+N
Toukokuu				
Kareeni	63	50	50	63
Myrseeni	0	13	0	13
β -Pineeni	13	25	13	25
α -Pineeni	88	100	100	88
Kamfeeni	75	75	75	75
Styreeni	63	38	50	50
γ -Terpiini	0	50**	12,5	37,5
Syyskuu				
α -Pineeni	100	88	88	100
Kareeni	88	100	88	100
Limoneeni	100	100	100	100
β -Bourboneeni	0	25	13	13
δ -Kadineeni	38	38	38	38
Trans-karyofylleeni	38	38	38	38
β -Selineeni	13	13	13	13
α -Amorfeeni	13	25	0	38
Tolueeni	100	75	88	88
Styreeni	63	38	25	75
Heksanaali	50	25	13	63
Nonanaali	38	25	25	38
2-Etyyliheksaanihappo	25	25	0	50**
Dekanaali	38	38	0	75**
3-Hekseeni-1-ol-asetatti	25	50	13	63
Trisykleeni	63	88	50	100**
α -Tujeeni	25	25	0	50**

4. Tulosten tarkastelu ja johtopäätökset

Tässä tutkimuksessa selvitettiin, miten ilman ja maaperän lämmitys ja typpilisäys yksin ja yhdessä vaikuttavat nuorten männyn taimien kasvuun ja fysiologiaan (yhteyttäminen) sekä maanpäällisten versojen VOC-päästöihin.

4.1. Typpilisäys yksin tai yhdessä lämmityksen kanssa edistää männyntaimien kasvua

Tämän tutkimuksen tulokset tukevat aiempia havaintoja, joiden mukaan maaperän typen saatavuuden paraneminen lisää puuston kasvua (Högberg ym. 2006) ja, että lämpötilan kohoaminen lisää kasvillisuuden tuottavuutta ja maanpäällisten osien biomassaa (Bergh ym. 2003, Briceño-Elizondo ym. 2006, Way & Oren 2010, Wu ym. 2011) boreaalisissa havumetsissä. Tässä tutkimuksessa havaittiin, että männyn taimien pituus- ja rungon tyvimitta lisääntyivät sekä typpi- että lämmityskäsittelyissä ja eritoten typpi- ja lämmityskäsittelyiden yhdysvaikutuksesta männyn taimien pituuskasvu oli kaikkein voimakkainta. Syyskuussa 2015 typpikäsitellyt männyn taimet olivat keskimäärin noin 6 % pidempiä ja noin 20 % järeämpiä tyvestään kuin ei-typpikäsitellyt taimet ja lämmityskäsittellyt taimet puolestaan noin 5 % pidempiä ja 10 % paksumpia kuin ei-lämmityskäsittellyt taimet. Erityisesti eri käsittelyt vaikuttivat sekä yksin että yhdessä männyn taimien uusien versojen kasvuun: Uudet versot olivat jopa noin 55 % pidempiä typpikäsitellyissä männyn taimissa kuin ei-typpikäsitellyissä taimissa ja lämmityskäsittelyissä männyn taimissa noin 20 % pidempiä kuin ei-lämmityskäsittelyissä taimissa, ja lämmityskäsittely tehosti typpikäsitellyn vaikutusta myös uusien versojen pituuskasvun osalta. Lisäksi tässä tutkimuksessa havaittiin, että männyn taimien uusien versojen neulasten (81 %) sekä uusien (181 %) ja vanhojen versojen (55 %) runkojen kuivapainot olivat huomattavasti suurempia typpikäsitellyillä taimilla kuin ei-typpikäsitellyillä taimilla. Myös nämä tutkimustulokset ovat yhdensuuntaisia aiempien tutkimusten kanssa, joissa korkean typpilisäyksen (120 kg N/ha/vuosi) havaittiin lisäävän männyn taimien uusien ja

vanhojen versojen runkojen kuivapainoja (Rasheed ym. 2017). Vaikuttaakin siltä, että etenkin kohtuullinen maaperän kohonnut typen saatavuus yksin tai yhdessä ilmaston lämpenemisen kanssa voi jo lyhyehköllä aikavälillä lisätä männyn taimien pituuskasvua sekä tehdä männyistä paksumpirunkoisia ja rotevampia, mikäli mikään muu ympäristötekijä ei rajoita kasvua. Huomionarvoista on myös se, että lämmitysaltistus yksin lisää pituus kasvua lähes yhtä paljon (5 %) kuin typpilisäys yksin (6 %), mutta lämmityksen vaikutus koepuiden tyven paksuuskasvuun on puolet (10 %) typpilisäyksen saaneiden koepuiden paksuuskasvun lisäyksestä (20 %). Lämmitys yksin voi siis tehdä puista pidempiä, mutta mahdollisesti hontelompirunkoisia, jolloin puut kaatuvat ja/tai katkeavat tuulella helpommin, mikä saattaisi lisätä ilmaston lämpenemiseen liittyvien ääreiden sääilmiöiden, kuten myrskyjen, aiheuttamia tuhoja mäntymetsissä tulevaisuudessa.

4.2. Kohtuullinen typpilisäys lisää muiden VOC-yhdisteiden päästöjä nuorilla männyntaimilla

Tässä tutkimuksessa VOC-päästöjen määrä oli toukokuussa 2015 korkeampi (noin $123 \text{ ng cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) kuin syyskuussa 2015 (noin $10,6 \text{ ng cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$), mikä on varsin yleistä männyillä Suomessa (Hakola ym. 2006). Valtaosa (> 90 %) havaituista VOC-kokonaispäästöistä muodostui MT-päästöistä, mikä on myös tyypillistä männyillä aiempien tutkimusten valossa (Räisänen ym. 2009, Kivimäenpää ym. 2016). Aiempien tutkimusten perusteella tiedetään, että kasvit voivat tuottaa lukuisia muita VOC-yhdisteitä, ja niiden arvellaan olevan yhteydessä mm. kasvipuolustukseen stressitilanteita vastaan, mutta muiden VOC-yhdisteiden merkityksestä kasvifysiologialle ei kuitenkaan olla täysin varmoja (Misztal ym. 2015). Tässä tutkimuksessa kohtuullinen typpilisäys (30 kg N/ha/vuosi) kuusinkertaisti männyn taimien muiden VOC-yhdisteiden päästöt syyskuussa 2015. Aiemmissa avokenttätutkimuksissa korkean typpilisäyksen (120 kg N/ha/vuosi) on havaittu lisäävään nuorten männyn taimien VOC-päästöjä MT- ja SQT-päästöjen osalta 2–4-kertaisesti verrattuna ei-typpilisäystä saaneisiin koetaimiin (Kivimäenpää ym. 2016, Ghimire ym. 2017). Toisaalta myös alhaisen ja

kohtuullisen (10–50 kg N/ha/vuosi) typpilisäyksen on havaittu lisäävän 5–10-kertaisesti MT-päästöjä 2-vuotiailla männyntaimilla (Mateiré ym. 2016). Tiiva ym. (2018) puolestaan osoittivat, että 1-vuotiailla ja samaa siemenalkuperää olevilla männyntaimilla kuin tässä kenttäkokeessa, typpilisäys (30 kg N/ha/vuosi) yksin vähensi muiden VOC-yhdisteiden päästöjä toukokuussa ja lisäsi hapettuneiden MT-yhdisteiden päästöjä toukokuussa ja syyskuussa verrattuna ei-typpikäsiteltyihin männyntaimiin kammiokokeessa. Edellä mainittujen tulosten perusteella vaikuttaisi siltä, että kokeen keston myötä (yksi kasvukausi vs. kaksi kasvukautta) ja hieman erilaisissa altistusoloissa (kammio koe vs. avokenttä koe) samassa siemenalkuperässä voi ilmetä vaste-eroja VOC-päästöissä. Typpilisäyksen vaikutukset mäntyjen VOC-päästöihin ovat varsin monitahoisia ja typpilisäyksellä saattaa myös olla moninaisia yhdysvaikutuksia muiden ympäristötekijöiden, kuten lämpötilan, kanssa (Kivimäenpää ym. 2016, Ghimire ym. 2017, Tiiva ym. 2018). Tiiva ym. (2018) raportoivat äskettäin, että typpikäsitteily saattaa kuitenkin vaikuttaa nuorten männyntaimien VOC-päästöihin useammin kuin muut ympäristötekijät, mutta vaikutuksen suunta (päästöjen lisääntyminen/säilyy ennallaan/vähenee) saattaa vaihdella kasvukauden aikana, ja vaikutukset voivat olla erilaisia eri yhdisteryhmillä (MT, SQT, muut VOCit) (Ormeño & Fernandez 2012).

Useissa tutkimuksissa on havaittu, että lämpötilan kohoaminen lisää VOC-päästöjen määrää männyillä (Räisänen ym. 2008, Kivimäenpää ym. 2016, Ghimire ym. 2017, Tiiva ym. 2018). Tässä tutkimuksessa lämmitysaltistuksella ei ollut tilastollisesti merkitseviä vaikutuksia männyntaimien VOC-päästöihin. Äskettäin Tiiva ym. (2018) ovatkin esittäneet suljetuissa kammioissa nuorilla männyntaimilla tehtyjen tutkimusten perusteella, että lämmitysvaikutukset männyntaimien VOC-päästöihin saattavat olla vaihtelevia, eivätkä välttämättä yhtä ennustettavia kuin lähes 20-vuotiailla männyillä, kuten Räisänen ym. (2008) ovat esittäneet. Eroavuudet tutkimustuloksissa saattavat johtua myös esimerkiksi eroista lämmitysaltistuksen laajuudessa, koejärjestelyissä (avokenttä vs. kammio) tai koetaimien geneettisessä alkuperässä.

Tässä tutkimuksessa vallitsevina VOC-yhdisteinä toukokuussa ja syyskuussa 2015 tunnistetut yhdisteet α -pineeni, kareeni, myrseeni, limoneeni ja β -pineeni ovat yleisimpiä mäntyjen tuottamia monoterpeenejä (Räisänen ym. 2009, Kivimäenpää ym. 2016). Tässä tutkimuksessa eri käsittelyt vaikuttivat vain vähän männyn taimien tuottamien VOC-yhdisteiden yhdisteseokseen, sillä eri käsittelyillä havaittiin vaikutuksia vain muutamien yksittäisten VOC-yhdisteiden päästöihin. Toukokuussa 2015 vain lämmityskäsitellyistä männyn taimista emittoitui γ -terpiiniä. Syyskuussa 2015 puolestaan vain typpikäsitellyistä taimista emittoitui 2-etyyliheksaanihappoa, dekanaalia ja α -tujeenia, ja typpilisäyksen saaneissa taimissa oli myös suurempi osuus trisykleeniä emittoivia taimia kuin ilman typpilisäystä kasvaneissa taimissa. Äskettäin Tiiva ym. (2018) havaitsivat, että kohtuullinen typpilisäys 30 kg N/ha/vuosi) vaikutti hieman nuorten männyntaimien VOC-yhdisteiden yhdisteseokseen, kun typpialtistus kasvatti mm. α -pineenin ja trisykleenin päästöjä. Sen sijaan Mateiré ym. (2016) eivät nähneet selkeitä muutoksia VOC-yhdisteiden yhdisteseoksessa typpilisäykselle (5–50 kg N/ha/vuosi) altistetuissa männyntaimissa. Aiemmin on osoitettu, että eloperäisissä VOC-päästöissä voi olla huomattavaa vaihtelua jopa saman lajin eri yksilöiden välillä (Lindfors & Laurila 2000, Holopainen & Gershenzon 2010, Yuan ym. 2009). Tämä tuottaa haasteita myös VOC-päästöjen mittaamiselle, erityisesti kun replikaattien määrä on pieni, kuten tässä tutkimuksessa ($n = 4$ per käsittely). Kasviyksilöiden välinen luontainen vaihtelu VOC-päästöissä lisänee VOC-mittaustulosten välistä hajontaa, mikä voi vaikuttaa tutkimustuloksiin.

4.3. Lämmitysaltistuksella vähäisiä vaikutuksia männyntaimien yhteyttämistehoon

Tämä tutkimus osoitti, että noin 0,5–0,6 °C lisäys ilman ja noin +3,8–4,1 °C lisäys maaperän lämpötilassa saattaa lisätä hieman nuorten männyn taimien vanhojen pääversojen fotosynteesiä. Aiempien laboratorio-olosuhteissa toteutettujen tutkimusten mukaan kohotettu maaperän lämpötila (lämpötila maaperässä 12–22 °C) parantaa männyn taimien yhteyttämistä verrattuna ei-lämmitysaltistettuihin

koetaimiin, mutta yhteyttämistehon kasvu ei ole männyillä niin merkittävää kuin esimerkiksi kuusella (*Picea abies* Karst) ja rauduskoivulla (*Betula pendula* Roth) (Pumpanen ym. 2012). Sen sijaan aiemmissa lämmityskokeissa kentällä kasvaneilla ruukkutaimilla on saatu samankaltaisia tuloksia kuin tässä kokeessa. Kivimäenpään ym. (2016) mukaan nuorten mäntyjen yhteyttämisteho ei näyttäisi reagoivan noin +1 °C ilman lämpötilan kohoamiseen. Myöskään lyhytaikaisessa (175 pv) kammiokokeessa ei havaittu +2 °C lämmitysaltistuksessa vaikutuksia nuorten männyntaimien yhteyttämistehossa (Tiiva ym. 2018).

Lisäksi tässä tutkimuksessa havaittiin, että vanhojen versojen yhteytys oli korkeimmalla tasollaan heti kasvukauden alkupuolella ja laski kasvukauden loppua kohden, kun taas uusien versojen osalta tilanne oli päinvastoin eli uusien versojen yhteyttäminen oli tehokkainta kasvukauden lopulla. Vanhojen versojen osalta kyse saattaa olla siitä, että edellisen kasvukauden aikana kasvaneet neulaset ovat valmiita aloittamaan yhteyttämisen heti, kun ympäristöolosuhteet (esim. valon määrä, lämpötila) keväällä ovat sopivat. Uusien versojen neulaset puolestaan ovat kasvukauden käynnistyessä vasta kehittyneissä ja ovat valmiita kasvukauden loppupuolella, jolloin uusien versojen yhteyttämisteho kasvaa. Toisaalta kasvukauden alussa vanhojen versojen yhteyttämistehoa saattaa kasvattaa myös ns. siirtymävaikutus (carry-over- effect), jolloin vuoden 2014 typpi- ja/tai lämmitysaltistuksen vaikutukset olisivat tulleet esiin vasta seuraavan kasvukauden alussa tehostaen vanhojen versojen yhteyttämistä. Tiiva ym. (2018) ovat puolestaan esittäneet, että jo kohtuullinen typpilisäys (30 kg N/ha/vuosi) voisi lisätä männyn vanhojen versojen yhteyttämistehoa kasvukauden alussa, sekä myös modifioida lämmitysaltistuksen vaikutuksia uusissa versoissa. Tässä tutkimuksessa ei kuitenkaan havaittu tilastollisesti merkitseviä aika x L tai aika x N yhdysvaikutuksia yhteyttämiseen.

4.4. Yhteenveto

Boreaalisella vyöhykkeellä keskilämpötilan odotetaan kohovan 0,3–4,8 °C tämän vuosisadan loppuun mennessä (IPCC 2014). Myös ilmavirtojen mukana kulkeutuvan typpilaskeuman arvioidaan mahdollisesti lisääntyvän alueella tulevaisuudessa (Simpson ym. 2014). Boreaaliset metsät ovat huomattava hiilivarasto ja niillä on tärkeä merkitys globaalille hiilen kierrolle (Ge ym. 2013). Hiilen sitoutuminen metsien biomassaan ja maaperään hidastaa ilmakehän hiilidioksidipitoisuuden kasvua ja hillitsee ilmaston lämpenemistä. Boreaalisten metsien kasvussa ennustetaan kuitenkin alueellista vaihtelua, sen mukaan kuinka paljon abioottisia resursseja, kuten vettä, on tarjolla. Tämän tutkimuksen tulokset osoittavat, että sekä kohtuullinen typpilisäys tai typpilaskeuma yksin että yhdessä pienen (+0,5 – 0,6 °C) ilman keskilämpötilan nousun kanssa saattaa lisätä etenkin nuorten männyntaimien kasvua jo lähitulevaisuudessa, mikäli muut ympäristötekijät eivät rajoita kasvua, mikä osaltaan saattaisi edistää ilmakehän hiilen allokoitumista puubiomassaan. Toisaalta, yhdensuuntaisesti aiempien tutkimusten kanssa, lämpeneminen saattaa muuttaa nuorten männyntaimien hiilipäästöjä ilmakehään VOC-päästöjen välityksellä, ja siten vaikuttaa ilmastonlämpenemiseen liittyviin negatiivisiin säteilypakotteisiin. Lisätutkimuksia suuremmalla toistojen määrällä mäntyjen VOC-päästöjen ja -yhdisteseoksen vasteista lämpenemiseen ja typpilisäykseen tarvitaan, jotta niiden merkitystä ilmastonlämpenemisen kannalta voidaan arvioida tarkemmin.

5. Kiitokset

Haluan esittää lämpimät kiitokseni graduohjaajilleni Anne Kasuriselle, Elina Häikiölle ja Rauni Strömmerille arvokkaista neuvoista ja kannustavista kommentteista graduprosessin eri vaiheissa. Lisäksi haluan kiittää Päivi Tiivaa, joka opasti sekä erilaissa kenttätöissä ja -mittauksissa että VOC-aineiston käsittelyssä ja Jaana Rissasta, Gideon Olaleyea ja Usman Rasheedia, jotka myös avustivat kenttämittauksissa. Suurkiitos myös Itä-Suomen yliopiston Ympäristö- ja biotieteiden laitokselle, joka mahdollisti tämän tutkimuksen tekemiseen. Lopuksi haluan kiittää perhettäni ja läheisiäni tuesta ja kannustuksesta graduntekoni eri vaiheissa.

6. Kirjallisuus

- Aalto, J., Kolari, P., Hari, P., Kerminen, V.-M., Schiestl-Aalto, P., Aaltonen, H., Levula, J., Siivola, E., Kulmala, M., & Bäck, J. 2014: New foliage growth is a significant, unaccounted source for volatiles in boreal evergreen forests. – *Biogeosciences* 11: 1331–1344.
- Aaltonen, H., Pumpanen, J., Pihlatie, M., Hakola, H., Hellén, H., Kulmala, L., Vesala, T. & Bäck, J. 2011: Boreal pine forest floor biogenic volatile organic compound emissions peak in early summer and autumn. – *Agricultural and Forest Meteorology* 151: 682–691.
- ACIA. 2005. *Arctic climate impact assessment*. – Cambridge University Press, Cambridge. 1042 s.
- Allison, S.D. & Treseder, K.K. 2008: Warming and drying suppress microbial activity and carbon cycling in boreal forest soils. – *Global Change Biology* 14: 2898–2909.
- Bergh, J., Freeman, M., Sigurdsson, B., Kellomäki, S., Laitinen, K., Niinistö, S., Peltola, H. & Linder, S. 2003: Modelling the short-term effects of climate change on the productivity of selected tree species in Nordic countries. – *Forest Ecology and Management* 183: 327–340.
- Blande, J.D., Holopainen, J.K. & Niinemets, Ü. 2014: Plant volatiles in polluted atmospheres: stress responses and signal degradation. – *Plant, Cell and Environment* 37: 1892–1904.
- Briceño-Elizondo, E., Garcia-Gonzalo, J., Peltola, H., Matala, J. & Kellomäki, S. 2006: Sensitivity of growth of Scots pine, Norway spruce and silver birch to climate change and forest management in boreal conditions. – *Forest Ecology and Management* 232: 152–167.
- Contosta, A.R., Frey, S.D. & Cooper, A.B. 2011: Seasonal dynamics of soil respiration and N mineralization in chronically warmed and fertilized soils. – *Ecosphere* 2: artikkeli 36. 21 s.
- Dicke, M. & Baldwin, I.T. 2010: The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: beyond the 'cry for help'. – *Trends in plant science* 13: 167–175.
- Dirnböck, T., Grandin, U., Bernhardt-Römermann, M., Beudert, B., Canullo, R., Forsius, M., Grabner, M.-T., Holmberg, M., Kleemola, S., Lundin, L., Mirtl, M., Neumann, M., Pompei, E., Salemaa, M., Starlinger, F., Staszewski, T. & Katarzyna Uziębło, A. 2014: Forest floor vegetation response to nitrogen deposition in Europe. – *Global Change Biology* 20: 429–440.
- Duhl, T.R., Helmig, D. & Guenther, A. 2008: Sesquiterpene emissions from vegetation: a review. – *Biogeosciences* 5: 761–777.
- Duradeva, N., Klempien, A., Muhlemann, J.K. & Kaplan, I. 2013: Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. – *New Phytologist* 198: 16–32.
- Erisman, J.W., Grennfelt, P. & Sutton, M. 2003: The European perspective on nitrogen emission and deposition. – *Environment International* 29: 311–325.
- Flower-Ellis, J.G.K. & Olsson, L. 1993: Estimation of volume, total and projected area of Scots pine needles from their regression on length. – *Studia Forestalia Suecica* 190: 19 s.
- Ge, Z.-M., Kellomäki, S., Peltola, H., Zhou, X., Väisänen, H. & Strandman, H. 2013: Impacts of climate change on primary production and carbon sequestration

- of boreal Norway spruce forests: Finland as a model. – *Climatic Change* 118: 259–273.
- Ghimire, R.P., Kivimäenpää, M., Kasurinen, A., Häikiö, E., Holopainen, T. & Holopainen, J.K. 2017: Herbivore-induced BVOC emissions of Scots pine under warming, elevated ozone and increased nitrogen availability in an open-field exposure. – *Agricultural and Forest Meteorology* 242: 21–32.
- Guenther, A.B., Zimmerman, P.R., Harley, P.C., Monson, R.K. & Fall, R. 1993: Isoprene and monoterpene emission rate variability: model evaluations and sensitivity analyses. – *Journal of Geophysical Research D* 98: 12609–12617.
- Guenther, A.B., Jiang, X., Herald, C.L., Sakulyanontvittaya, T., Duhl, T., Emmons, L.K. & Wang, X. 2012: The model of emissions of gases and aerosols from nature version 2.1 (MEGAN2.1): an extended and updated framework for modeling biogenic emissions. – *Geoscientific Model Development* 5:1471–1492.
- Hakola, H., Tarvainen, V., Bäck, J., Ranta, H., Bonn, B., Rinne, J. & Kulmala, M. 2006: Seasonal variation of mono- and sesquiterpene emission rates of Scots pine. – *Biogeosciences* 3: 93–101.
- Heijari, J., Blande, J.D. & Holopainen, J.K. 2011: Feeding of large pine weevil on Scotch pine stem triggers localized bark and systemic shoot emission of volatile organic compounds. – *Environmental and Experimental Botany* 71: 390–398.
- Heil, M. & Karban, R. 2010: Explaining evolution of plant communication by airborne signals. – *Trends in Ecology and Evolution* 25: 137–144.
- Holopainen, J.K. 2011: Can forest trees compensate for stress-generated growth losses by induced production of volatile compounds? – *Tree Physiology* 31: 1356–1377.
- Holopainen, J.K. & Gershenzon, J. 2010: Multiple stress factors and the emission of plant VOCs. – *Trends in Plant Science* 15: 176–184.
- Hyvönen, R., Ågren, G.I., Linder, S., Persson, T., Cotrufo, M.F., Ekblad, A., Freeman, M., Grelle, A., Janssens, I.A., Jarvis, P.G., Kellomäki, S., Lindroth, A., Loustau, D., Lundmark, T., Norby, R.J., Oren, R., Pilegaard, K., Ryan, M.G., Sigurdsson, B.D., Strömberg, M., van Oijen, M. & Wallin, G. 2006: The likely impact of elevated [CO₂], nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review. – *New Phytologist* 173: 463–480.
- Högberg, P., Fan, H., Quist, M., Binkley, D. & Tamm, C.O. 2006: Tree growth and soil acidification in response to 30 years of experimental nitrogen loading on boreal forest. – *Global Change Biology* 12: 489–499.
- Högberg, P., Näsholm, T., Franklin, O. & Högberg, M.N. 2017: Tamm Review: On the nature of the nitrogen limitation to plant growth in Fennoscandian boreal forests. – *Forest Ecology and Management* 407: 161–185.
- IPCC. 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Geneva, Sveitsi. 151 s.
- Jylhä, K., Ruosteenoja, K., Räisänen, J. & Fronzek, S. 2012: Ilmasto muuttuu Suomessa. – Teoksessa: Ruuhela, R. (toim.), *Miten väistämättömään ilmastonmuutokseen voidaan varautua? – yhteenveto suomalaisesta sopeutumistutkimuksesta eri toimialoilla*, 16–23. Maa- ja metsätalousministeriö. Tampereen Yliopistopaino Oy – Juvenes Print, Tampere.

- Kaila, A. & Ihalainen, A. 2014: Metsävarat. – Teoksessa: Peltola, A. (toim.), *Metsätilastollinen vuosikirja 2014*, 33–78. Metsäntutkimuslaitos. Tammerprint Oy, Tampere.
- Kellomäki, S. & Wang, K-Y. 1997: Photosynthetic responses of Scots pine to elevated CO₂ and nitrogen supply: results of a branch-in-bag-experiment. – *Tree Physiology* 17: 231–240.
- Kellomäki, S., Strandman, H., Nuutinen, T., Peltola, H., Korhonen, K.T. and Väisänen, H. 2005: *Adaptation of forest ecosystems, forests and forestry to climate change*. FINADAPT Working Paper 4. Finnish Environment Institute Mimeo-graphs 334. – Helsinki, 44 s.
- Kellomäki, S., Peltola, H., Nuutinen, T., Korhonen, K.T. & Strandman, H. 2008: Sensitivity of managed boreal forests in Finland to climate change, with implications for adaptive management. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363: 2339–2349.
- Kesselmeier, J. & Staudt, M. 1999: Biogenic volatile organic compounds (VOC): An overview on emission, physiology and ecology. – *Journal of Atmospheric Chemistry* 33: 23–88.
- Kivimäki, M., Ghimire, R.P., Sutinen, S., Häikiö, E., Kasurinen, A., Holopainen, T. & Holopainen, J.K. 2016: Increases in volatile organic compound emissions of Scots pine in response to elevated ozone and warming are modified by herbivory and soil nitrogen availability. – *European Journal of Forest Research* 135: 343–360.
- Korhonen, J.F.J., Pihlatie, M., Pumpanen, J., Aaltonen, H., Hari, P., Levula, J., Kieloaho, A.-J., Nikinmaa, E., Vesala, T. & Ilvesniemi, H. 2013: Nitrogen balance of a boreal Scots pine forest. – *Biogeosciences* 10: 1083–1095.
- Lindfors, V. & Laurila, T. 2000: Biogenic volatile organic compound (VOC) emissions from forests in Finland. – *Boreal Environmental Research* 5: 95–113.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M.J. & Marchetti, M. 2010: Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. – *Forest Ecology and Management* 259: 698–709.
- Mateirć, D., Blenkhorn, D., Gonzales-Mendes, R., Bruhn, D., Turner, C., Morgan, G., Mason, N., & Gauci, V. 2016: Monoterpene emissions from young Scots pine may be influenced by nutrient availability. – *Applied Ecology and Environmental Research* 14(4): 667–681.
- Misztal, P.K., Hewitt, C.N., Wildt, J., Blande, J.D., Eller, A.S.D., Fares, S., Gentner, D.R., Gilman, J.B., Graus, M., Greenberg, J., Guenther, A.B., Hansel, A., Harley, P., Huang, M., Jardine, K., Karl, T., Kaser, L., Keutsch, F.N., Kiendler-Scharr, A., Kleist, E., Lerner, B.M., Li, T., Mak, J., Nölscher, A.C., Schnitzhofer, R., Sinha, V., Thornton, B., Warneke, C., Wegener, F., Werner, C., Williams, J., Worton, D.R., Yassaa, N. & Goldstein, A.H. 2015: Atmospheric benzenoid emissions from plants rival those from fossil fuels. – *Scientific reports* 5: 12064: 1–10.
- Mönkkönen, M. 2004: Suomen metsäluonto – osa globaalia monimuotoisuutta. Teoksessa: Kuuluvainen, T., Saaristo, L., Keto-Tokoi, P., Kostamo, J., Kuuluvainen, J., Kuusinen, M., Ollikainen, M. & Salpakivi-Salomaa, P. (toim.),

- Metsän kätköissä - Suomen metsäluonnon monimuotoisuus*, 19–47. Edita Publishing Oy. Helsinki.
- Ormeño, E., Olivier, R., Mévy, J.P., Baldy, V. & Fernandez C. 2009: Compost may affect volatile and semi-volatile plant emissions through nitrogen supply and chlorophyll fluorescence. – *Chemosphere* 77: 94–104.
- Ormeño, E. & Fernandez, C. 2012: Effect of soil nutrient on production and diversity of volatile terpenoids from plants. – *Current Bioactive Compounds* 8: 71–79.
- Peñuelas, J. & Llusà, J. 2003: BVOCs: plant defence against climate warming? – *Trends in Plant Science* 8: 105–109.
- Pumpanen, J., Heinonsalo, J., Rasilo, T., Villemot, J. & Ilvesniemi, H. 2012: The effects of soil and air temperature on CO₂ exchange and net biomass accumulation in Norway spruce, Scots pine and silver birch seedlings. – *Tree Physiology* 32: 724–736.
- Rasheed, M.U., Kasurinen, A., Kivimäenpää, M., Ghimire, R., Häikiö, E., Mpamah, P., Holopainen, J.K. & Holopainen, T. 2017: The responses of shoot-root-rhizosphere continuum to simultaneous fertilizer addition, warming, ozone and herbivory in young Scots pine seedlings in a high latitude field experiment. – *Soil Biology and Biochemistry* 114: 279–294.
- Reich, P.B. & Oleksyn, J. 2008: Climate warming will reduce growth and survival of Scots pine except in the far north. – *Ecology Letters* 11: 588–597.
- Ruosteenoja, K., Jylhä, K. & Kämäräinen, M. 2016: Climate projections for Finland under the RCP forcing scenarios. – *Geophysica* 51(1): 17–50.
- Räisänen, T., Ryypö, A. & Kellomäki, S. 2008: Effects of elevated CO₂ and temperature on monoterpene emission of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). – *Atmospheric Environment* 42: 4160–4171.
- Räisänen, T., Ryypö, A. & Kellomäki, S. 2009: Monoterpene emission of a boreal Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forest. – *Agricultural and Forest Meteorology* 149: 808–819.
- Saarsalmi, A. & Mäliköinen, E. Forest fertilization research in Finland: A literature review. – *Scandinavian Journal of Forest Research* 16: 514–535.
- Simpson, D., Andersson, C., Christensen, J.H., Engardt, M., Geels, C., Nyiri, A., Posch, M., Soares, J., Sofiev, M., Wind, P. & Langer, J. 2014: Impacts of climate and emission changes on nitrogen deposition in Europe: a multi-model study. – *Atmospheric Chemistry and Physics* 14: 6995–7017.
- Souza, S.R., Blande, J.D. & Holopainen, J.K. 2013: Pre-exposure to nitric oxide modulates the effect of ozone on oxidative defences and volatile emissions in lima bean. – *Environmental Pollution* 179: 111–119.
- Spracklen, D.V., Bonn, B. & Carslaw, K.S. 2008: Boreal forests, aerosols and the impacts on clouds and climate. – *Philosophical Transactions of the Royal Society A* 366: 4613–4626.
- Tiiva, P., Häikiö, E. & Kasurinen, A. 2018: Impact of warming, moderate nitrogen addition and bark herbivory on BVOC emissions and growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings. – *Tree Physiology*. Doi: 10.1093/treephys/tpy029.
- Tørseth, K., Aas, W., Breivik, K., Fjæraa, A.M., Fiebig, M., Hjellbrekke, A.G., Lund Myhre, C., Solberg, S. & Yttri, K.E. 2012: Introduction to the European monitoring and evaluation programme (EMEP) and observed atmospheric

- composition change during 1972–2009. – *Atmospheric Chemistry and Physics* 12: 5447–5481.
- Way, D.A. & Oren, R. 2010: Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. – *Tree Physiology* 30: 669–688.
- WMO. 2017: *WMO Greenhouse gas bulletin – The State of Greenhouse Gases in the Atmosphere Based on Global Observations through 2016*. – World Meteorological Organization, Geneva. 8 s.
- Wu, Z., Dijkstra, P., Koch, G.W., Peñuelas, J. & Hungate, B.A. 2011: Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis of experimental manipulation. – *Global Change Biology* 17: 927–942.
- Yuan, J.S., Himanen, S.J., Holopainen, J.K., Chen, F. & Steward, C.N. Jr. 2009: Smelling global climate change: mitigation of function for plant volatile organic compounds. – *Trends in Ecology and Evolution* 24: 323–331.